

*Biologie der Interaktion zwischen Koleopteren
und agaricoiden Basidiomyzeten*

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der
Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt

von
Lorenz Henneberg
aus Aschaffenburg

Marburg/Lahn 2003

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg als Dissertation
am 10. Februar 2004
angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. Gerhard Kost

Zweitgutachter: HD. Dr. Lothar Beck

Tag der mündlichen Prüfung am 10.02.2004

Die vorliegende Dissertation „Biologie der Interaktion zwischen Koleopteren und agaricoiden Basidiomyzeten“ wurde gefördert durch das Stipendienprogramm der Deutschen Bundesstiftung Umwelt

1 EINLEITUNG	1
1.1 DAS POTENTIAL DER ENTSTEHUNG VON INTERAKTIONSSYSTEMEN ZWISCHEN INSEKTEN UND PILZEN	2
1.2 DIE INSEKTEN-PILZ-INTERAKTIONSSYSTEME IM BLICKFELD DER FORSCHUNG	4
1.3 ZIELE DER UNTERSUCHUNG	11
2 MATERIAL UND METHODE	16
2.1 UNTERSUCHUNGSGEBIETE	16
2.1.1 DER WIRTSCHAFTSWALD LAHNBERGE (TK25: 5118)	17
2.1.2 DIE NATURWALDRESERVATE NIDDAHÄNGE UND SCHÖNBUCHE	19
2.1.2.1 Das Naturwaldreservat Niddahänge (TK25: 5421)	19
2.1.2.2 Das Naturwaldreservat Schönbuche (TK25: 5523)	21
2.1.3 TABELLARISCHE ÜBERSICHT DER DREI WALDSTANDORTE	22
2.2 DIE UNTERSUCHTEN PILZARTEN	22
2.3 METHODIK DER FRUCHTKÖRPERAUFSAMMLUNGEN	24
2.3.1 FRUCHTKÖRPERAUFSAMMLUNGEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	25
2.3.2 FRUCHTKÖRPERAUFSAMMLUNGEN VON <i>PHOLIOTA AURIVELLA</i> , <i>PHOLIOTA SQUARROSA</i> UND <i>ARMILLARIA MELLEA</i> AGG.	26
2.4 METHODIK DER INSEKTENABSAMMLUNGEN UND KLASSIFIZIERUNG DER FRUCHTKÖRPER	26
2.5 METHODIK DER INSEKTENDETERMINATION	29
2.6 METHODIK DER ANALYSE DER KÄFERBESIEDLUNGEN DER FRUCHTKÖRPER VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	30
2.7 METHODIK DER FLUGKÄFIGVERSUCHE	34
2.8 METHODIK DER ANALYTISCH DESKRIPTIVEN UNTERSUCHUNGEN ZUR STRUKTUR DER INTERAKTIONSSYSTEME ZWISCHEN DEN STAPHYLINIDEN <i>G. JOYIODES</i> UND <i>G. GENTILIS</i> MIT DEN FRUCHTKÖRPERN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	41
2.8.1 VERHALTENSWEISEN DER KÄFER	41
2.8.2 ENTWICKLUNGSZYKLUS DER KÄFER: AUFGUCHTVERSUCHE	42
2.9 METHODIK DER ANALYSE FRUCHTKÖRPERBESIEDELNDER INSEKTEN ALS VEKTOREN EINER PILZSPORENAUSBREITUNG	44
2.10 ALLGEMEINE METHODEN	48
2.10.1 METHODIK DER RASTERELEKTONENMIKROSKOPIE	48
2.10.2 STERILISATION DER EINGESETZTEN LÖSUNGEN UND GEGENSTÄNDE	48
3 ERGEBNISSE	49
3.1 AGARICOIDE FRUCHTKÖRPER ALS MIKROHABITAT FÜR INSEKTEN	49
3.2 UNTERSUCHUNG DER KÄFERBESIEDLUNG AN FRUCHTKÖRPERN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i>	58
3.2.1 ANALYSE VON EINFLUSSFAKTOREN AUF DIE FRUCHTKÖRPERBESIEDLUNG VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> BEI DEN AUSGEWÄHLTEN KÄFERARTEN <i>G. JOYIODES</i> , <i>G. GENTILIS</i> , <i>G. AFFINIS</i> UND <i>O. ALTERNANS</i>	64

3.2.1.1 Betrachtung der Einflußgröße Untersuchungsgebiet	65
3.2.1.2 Betrachtung der Einflußgröße der Zeitkategorien „früh“ und „spät“	67
3.2.1.3 Betrachtung abiotischer und biotischer Faktoren, die eine Käferbesiedlung an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i> beeinflussen können	68
3.2.1.3.1 Betrachtung abiotischer Einflußfaktoren	69
3.2.1.3.1.1 Betrachtung des Einflußfaktors Regen	69
3.2.1.3.1.2 Betrachtung des Einflußfaktors Hutfläche	70
3.2.1.3.1.3 Betrachtung des Einflußfaktors Fruchtkörpergewicht	71
3.2.1.3.2 Betrachtung biotischer Einflußgrößen	72
3.2.1.3.2.1 Der Einflußfaktor Schneckenfraß	73
3.2.1.3.2.2 Der Einflußfaktor Dipterenlarvenfraß	73
3.2.1.3.2.3 Der Einflußfaktor Fruchtkörperalter	74
3.2.1.4 Betrachtung populationsbiologischer Faktoren bei der Käferansiedlung an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	78
3.2.1.4.1 Aggregation	78
3.2.1.4.2 Konkurrenz	82
3.2.1.4.2.1 Qualitative Konkurrenzanalyse	82
3.2.1.4.2.2 Quantitative Konkurrenzanalyse	83
3.2.1.4.3 Geschlechterverhältnis	86
3.2.1.5 Zusammenfassung der Ergebnisse äußerer und populationsbiologischer Faktoren, die das Interaktionssystem zwischen Käfern und Fruchtkörpern von <i>Megacollybia platyphylla</i> beeinflussen	88
3.3 FRUCHTKÖRPERAUFSAMMLUNGEN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	90
3.3.1 KÄFERBESIEDLUNG AN FRUCHTKÖRPERN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	90
3.3.2 ANALYSE VON EINFLUßFAKTOREN AUF DIE BESIEDLUNG DER AUSGEWÄHLTEN KÄFERARTEN <i>G. GENTILIS</i> AN FRUCHTKÖRPERN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	93
3.3.2.1 Betrachtung des Einflußfaktors Untersuchungsgebiet	93
3.3.2.2 Betrachtung abiotischer und biotischer Faktoren, die eine Käferbesiedlung von <i>G. gentilis</i> an Fruchtkörpern von <i>Marasmius alliaceus</i> beeinflussen können	94
3.3.2.2.1 Betrachtung abiotischer Faktoren	94
3.3.2.2.1.1 Betrachtung der Einflußgröße Regen	94
3.3.2.2.1.2 Betrachtung des Einflußfaktors Hutfläche.	95
3.3.2.2.1.3 Betrachtung des Einflußfaktors Gewicht	95
3.3.2.2.2 Betrachtung biotischer Einflußfaktoren	96
3.3.2.2.2.1 Betrachtung des Einflußfaktors Schneckenfraß	96
3.3.2.2.2.2 Betrachtung des Einflußfaktors Dipterenlarvenfraß	96
3.3.2.2.2.3 Betrachtung des Einflußfaktors Fruchtkörperalter	97
3.3.3 BETRACHTUNG POPULATIONSBIOLOGISCHER FAKTOREN ZUR KÄFERANSIEDLUNG AN BASIDIOMEN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	99
3.3.3.1 Aggregation	100
3.3.3.2 Geschlechterverhältnis	101
3.3.4 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE ÄUßERER UND POPULATIONSBIOLOGISCHER FAKTOREN, DIE DAS INTERAKTIONSSYSTEM ZWISCHEN KÄFERN UND FRUCHTKÖRPERN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i> BEEINFLUSSEN	102
3.4 ERGEBNISSE DES ORIENTIERUNGS- UND AGGREGATIONSVERHALTEN IM LABOREXPERIMENT: FLUGKÄFIGVERSUCHE	103

3.4.1 DIE ÄUßERE TEMPERATUR ALS EINFLUßGRÖßE BEI DER BESIEDLUNG DER PILZFRUCHTKÖRPER	104
3.4.2 AUSWERTUNG DER FLUGKÄFIGVERSUCHE	104
3.4.2.1 Untersuchung zur Diskriminierung der Pilzfruchtkörper in den Flugkäfigexperimenten (Hutfläche der Basidiome / Flugkäfigbodenfläche)	106
3.4.2.2 Untersuchung der Präferenz für einen Fruchtkörper (Aggregationsverhalten bei Mehrfachangebot von Basidiomen auf engem Raum)	107
3.4.2.3 Untersuchung einer Fruchtkörperpräferenz bei männlichen Tieren für Pilzfruchtkörper, die mit weiblichen Tieren vorbesiedelt waren	109
3.4.2.4 Untersuchung der Ansiedlungspräferenz bei Ziel- und Nichtzielpilzen	110
3.4.2.5 Untersuchung der Ansiedlungspräferenzen bei Basidiomen zweier Zielpilzarten: <i>Megacollybia platyphylla</i> und <i>Marasmius alliaceus</i>	110
3.4.3.6 Zusammenfassung der Ergebnisse der Flugkäfigversuche	111
3.5 DIE INTERAKTIONSSYSTEME DER STAPHYLINIDEN <i>G. JOYIODES</i> UND <i>G. GENTILIS</i> MIT DEN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	113
3.5.1 ANFLUG AUF PILZFRUCHTKÖRPER	113
3.5.2 AGGREGATION DER KÄFER AN PILZFRUCHTKÖRPERN	114
3.5.3 EINFLUß KLIMATISCHER FAKTOREN BEI DER KÄFERANSIEDLUNG AN PILZFRUCHTKÖRPERN	115
3.5.4 ANSIEDLUNG, VERTEILUNG UND NAHRUNGSAufNAHME DER KÄFER AN PILZFRUCHTKÖRPERN	116
3.5.5 Fundorte und Fundzeiten: <i>Gyrophæna</i> spp.	118
3.5.6 ERGEBNISSE DER PAARBILDUNG (MATING), DER EIABLAGUNG UND DER LARVALENTWICKLUNG BEI <i>G.</i> <i>JOYIODES</i> UND <i>G. GENTILIS</i>	121
3.5.6.1 Paarbildung	121
3.5.6.2 Vergleich der Oviposition und späten Embryogenese bei <i>G. joyioides</i> und <i>G. gentilis</i>	121
3.5.6.2.1 Oviposition und späte Embryogenese bei <i>G. joyioides</i>	122
3.5.6.2.2 Oviposition und späte Embryogenese bei <i>G. gentilis</i>	125
3.5.6.3 Postembryonale Entwicklung bei <i>Gyrophæna</i> spp.	127
3.5.6.3.1 Das erste Larvenstadium	127
3.5.6.3.2 Das zweite und dritte Larvenstadium, das Puppenstadium und das Imaginalstadium	128
3.6 ERGEBNISSE DER UNTERSUCHUNG ZUR INSEKTENVERMITTELTEN SPORENAUSBREITUNG BEI DER ANSIEDLUNG AN AGARICOIDEN PILZFRUCHTKÖRPERN	136
3.6.1 SPORENAUSZÄHLUNGEN	136
3.6.2 ANALYSE DES PILZARTENSPEKTRUMS UND KEIMUNGSPOTENTIALS DER VON INSEKTEN ABGESPÜLTEN PILZSPOREN IM AMA-PLATTENTEST	140
3.7 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE	146

4 DISKUSSION

149

4.1 FRUCHTKÖRPER AGARICOIDER PILZE ALS MIKROHABITAT FÜR INSEKTEN	149
4.1.1 POTENTIELLER FRUKTIFIKATIONSZEITRAUM	151
4.1.2 STETIGKEIT DES VORKOMMENS DER PILZFRUCHTKÖRPER	152
4.1.3 ABUNDANZ, FRUKTIFIKATIONSTYPEN	153
4.1.4 STABILITÄT VORHANDENER PILZFRUCHTKÖRPER (ALTER, TIERFRAß)	154

4.1.5 SIND DIE BASIDIOME AGARICOIDER PILZE NICHT KALKULIERBARE EPHEMERE MIKROHABITATE FÜR INSEKTEN?	157
4.2 DAS KÄFER- <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> -INTERAKTIONSSYSTEM	160
4.2.1 ALLGEMEINE KÄFERBESIEDLUNG DER <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> -BASIDIOME	160
4.2.1.1 Besiedlungsvariabilität der Käferarten an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	161
4.2.1.1.1 Myzetoxene	162
4.2.1.1.2 Myzetophile	163
4.2.1.1.3 Myzetobionten und Charakterarten	164
4.2.1.1.4 Besiedlungsschema	169
4.2.1.1.5 Zusammenfassung der Besiedlungsvariabilität der Käferarten an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	170
4.2.1.2 Analysen der Bedeutung und der Auswirkung verschiedenartiger Einflußfaktoren auf die Besiedlungsstruktur ausgewählter Käferarten an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	172
4.2.1.2.1 Abiotische Faktoren als Einflußgrößen bei der Besiedlung der Basidiome von <i>Megacollybia platyphylla</i>	173
4.2.1.2.1.1 Das Untersuchungsgebiet als Einflußgröße	173
4.2.1.2.1.2 Die Zeitkategorien „früh“ und „spät“ als Einflußgrößen innerhalb des potentiellen Fruktifikationszeitraumes von <i>Megacollybia platyphylla</i>	176
4.2.1.2.1.3 Weitere abiotischer Faktoren als Einflußgrößen auf das Interaktionssystem	177
4.2.1.2.1.3.1 Die Einflußgröße des Regens	177
4.2.1.2.1.3.2 Die Einflußgröße der Hutgröße	183
4.2.1.2.1.3.3 Die Einflußgröße des Fruchtkörpergewichts	184
4.2.1.2.1.4 Biotische Faktoren als Einflußgrößen auf das Interaktionssystem	185
4.2.1.2.1.4.1 Die Einflußgrößen Schnecken- und Dipteralarvenfraß	185
4.2.1.2.1.4.2 Die Einflußgröße des Fruchtkörperalters	188
4.2.1.2.2 Zusammenfassung der abiotischen und biotischen Faktoren in ihrem Einflußverhalten auf die Käferbesiedlung	191
4.2.1.2.3 Populationsbiologische Parameter als Einflußgrößen bei der Käferbesiedlung der Basidiome von <i>Megacollybia platyphylla</i>	193
4.2.1.2.3.1 Die Aggregation	193
4.2.1.2.3.2 Das Geschlechterverhältnis der vier Käferarten an den Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	201
4.2.1.2.3.3 Die Konkurrenzsituation der vier Käferarten an Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i>	203
4.2.1.2.2.4 Aggregation, Geschlechterverhältnis und Konkurrenz als Faktoren bei der Besiedlung ephemerer Ressourcen: eine kurze Zusammenfassung	206
4.3 DAS KÄFER- <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i> -INTERAKTIONSSYSTEM	207
4.3.1 ALLGEMEINE KÄFERBESIEDLUNG DER <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i> -BASIDIOME	207
4.3.2 ANALYSEN DER BEDEUTUNG UND DER AUSWIRKUNG VON EINFLUßFAKTOREN AUF DIE BESIEDLUNGSSTRUKTUR VON <i>G. GENTILIS</i> AN BASIDIOMEN VON <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	211
4.3.2.1 Die Einflußgröße Niederschläge	211
4.3.2.2 Die Einflußgröße Hutfläche	211
4.3.2.3 Die Einflußgröße Fruchtkörpergewicht	212
4.3.2.4 Die Einflußgröße Schneckenfraß	212
4.3.2.5 Die Einflußgröße Dipteralarvenfraß	213

4.3.2.6 Die Einflußgröße Fruchtkörperalter	213
4.3.2.7 Zusammenfassende Betrachtung der Einflußwirkung abiotischer und biotischer Faktoren auf das Interaktionssystem zwischen <i>G. gentilis</i> und den Basidiomen von <i>Marasmius alliaceus</i>	214
4.3.2.8 Populationsbiologische Einflußgrößen bei der Käferansiedlung an den <i>Marasmius alliaceus</i> Basidiomen	214
4.3.2.8.1 Die Aggregation	215
4.3.2.8.2 Das Geschlechterverhältnis	215
4.3.3 ZUSAMMENFASSUNG KÄFER- <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i> -INTERAKTIONSSYSTEM	215
4.4 DIE BASIDIOME VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i> - ZWEI GRUNDVERSCHIEDENE RESSOURCEN FÜR BASIDIOMBESIEDELNDE INSEKTEN?	216
4.5 ZUSAMMENFASSENDE BESPRECHUNG DER VERSCHIEDENEN EINFLUßFAKTOREN IN IHRER WIRKUNG UND BEDEUTUNG AUF DIE KÄFER-PILZ-INTERAKTIONEN	218
4.6 DIE FLUGKÄFIGVERSUCHE ZUR ANALYSE DES ANSIEDLUNGSVERHALTENS DER KÄFER AN DEN BASIDIOMEN AGARICOIDER PILZE	221
4.6.1 ANALYSE DER BASIDIOMBESIEDLUNG DURCH <i>GYROPHAENA</i> SPP. IN DEN FLUGKÄFIGVERSUCHEN	222
4.6.1.1 Das Diskriminierungspotential der Käfer für die im Flugkäfig dargebotenen Basidiome	222
4.6.1.2 Ausbildung von Besiedlungspräferenzen und Geschlechterverteilung	227
4.6.1.3 Geschlechtsspezifische Fruchtkörperansiedlung	228
4.6.1.4 Besiedlungspräferenz bei Darbietung der Zielpilzart <i>Megacollybia platyphylla</i> versus Nichtzielpilzarten <i>Russula</i> sp. und <i>Lactarius blennius</i>	230
4.6.1.5 Besiedlungspräferenz bei einer Auswahlmöglichkeit zwischen den Basidiomen zweier Zielpilzarten <i>Megacollybia platyphylla</i> und <i>Marasmius alliaceus</i>	231
4.6.2 KRITISCHE BETRACHTUNG DES VERSUCHSDESIGNS DER FLUGKÄFIGVERSUCHE	233
4.6.2.1 Die Sterblichkeitsraten der Gyrophaenae in den Flugkäfigversuchen	233
4.6.2.2 Der Temperaturfaktor	234
4.6.2.3 Randeffekte im Flugkäfigexperiment	234
4.6.2.4 Besiedlungsstabilität der Gyrophaenae an den dargebotenen Basidiomen	235
4.6.3 ZUSAMMENFASSENDE BETRACHTUNG DER FLUGKÄFIGVERSUCHE	236
4.7 DAS INTERAKTIONSSYSTEM DER STAPHYLINIDAE <i>G. GENTILIS</i> UND <i>G. JOYOIDES</i> AN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> BZW. <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	237
4.7.1 <i>GYROPHAENA</i> : BETRACHTUNGEN ÜBER PHÄNOLOGIE, PILZARTEN, BESIEDLUNG UND VERTEILUNG AN DEN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	237
4.7.1.1 Das Artenspektrum der mit Gyrophaenae besiedelten agaricoiden Pilze	237
4.7.1.2 Ein Vergleich zwischen dem potentiellen Fruktifikationszeitraum von <i>Megacollybia platyphylla</i> und <i>Marasmius alliaceus</i> mit den <i>Gyrophaena</i> -Funden	244
4.7.2 DER ENTWICKLUNGSZYKLUS DER STAPHYLINIDAE <i>G. GENTILIS</i> UND <i>G. JOYOIDES</i> AN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> BZW. <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	246
4.7.2.1 Anflug und beginnende Ansiedlung der Käfer an den Basidiomen	246
4.7.2.1.1 Witterungsfaktoren als ansiedlungsbeeinflussender Parameter	246
4.7.2.1.1.1 Niederschläge	247
4.7.2.1.1.2 Temperatur	247
4.7.2.1.1.3 Luftfeuchte	247
4.7.2.1.1.4 Wind	248
4.7.2.1.1.5 Zusammenfassende Betrachtung der Witterungsfaktoren als ansiedlungsbeeinflussende Parameter	249

4.7.2.1.2 Das Migrationspotential der Gyrophaenae und die areal- und zeitbezogene Ressourcenverfügbarkeit der <i>Megacollybia platyphylla</i> - und <i>Marasmius alliaceus</i> -Basidiome als ansiedlungsbeeinflussender Faktor	250
4.7.2.1.3 Die Habitaterkennung der Gyrophaenae als ansiedlungsbeeinflussender Faktor	253
4.7.2.2 Aggregation der Pilzkäfer am Basidiom und Besiedlung	256
4.7.2.2.1 Besiedlung und Verteilung der Gyrophaenae an den Basidiomen von <i>Megacollybia platyphylla</i> und <i>Marasmius alliaceus</i>	257
4.7.2.3 Betrachtungen zur Nahrungsaufnahme der Gyrophaenae an den Pilzfruchtkörpern	258
4.7.2.4 Oviposition und Embryonalentwicklung	266
4.7.2.4.1 Oviposition und späte Embryonalentwicklung bei <i>G. joyioides</i>	266
4.7.2.4.2 Eilarvenentwicklung bei <i>G. joyioides</i>	269
4.7.2.4.2.1 Der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung der Eilarve	270
4.7.2.4.3 Oviposition und Eilarvenentwicklung bei <i>G. gentilis</i>	274
4.7.2.5 Die postembryonale Entwicklung bei <i>Gyrophaena</i> spp.	276
4.7.2.5.1 Das erste Larvenstadium	277
4.7.2.5.2 Zweites und drittes Larven- und Vorpuppen- und Puppenstadium	279
4.7.2.6 Zusammenfassende Betrachtung über die Oviposition, späte Embryogenese und Postembryogenese bei <i>Gyrophaena</i> spp. innerhalb der Insekten-Pilz-Interaktion	286
4.7.3 ZUSAMMENFASSENDE GESAMTBETRACHTUNG DES ENTWICKLUNGSZYKLUS' DER STAPHYLINIDEN <i>G. JOYIOIDES</i> UND <i>G. GENTILIS</i> AN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> BZW. <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	287
4.8 STRATEGIEN ZUR BESIEDLUNG VON NICHT KALKULIERBAREN EPHEMEREN HABITATEN: EIN METAPOPOPULATIONSKONZEPT FÜR DIE ASSOZIATION ZWISCHEN MYZETOBIONTEN PILZKÄFERN UND AGARICOIDEN PILZEN	292
4.9 BASIDIOMBESIEDELNDE INSEKTEN ALS PILZSPORENVEKTOREN	296
4.9.1 AUSZÄHLUNG DER WIRTSPILZSPOREN NACH SPORENABSPÜLUNG	297
4.9.2 DAS KEIMUNGSPOTENTIAL DER DURCH DIE BASIDIOMBESIEDELNDEN INSEKTEN AUSGEBREITETEN PILZSPOREN	299
4.9.3 DAS SPEKTRUM DER VON BASIDIOMBESIEDELNDEN INSEKTEN POTENTIELL EXTRAKORPORAL VERFRACHTETEN PILZARTEN	302
4.9.4 DIE INTESTINALE SPORENAUSBREITUNG BEI BASIDIOMBESIEDELNDEN INSEKTEN	309
4.9.5 DAS POTENTIAL EINER INSEKTENVEKTORIELLEN SPORENVERFRACHTUNG DURCH MAKROMYZETENFRUCHTKÖRPER BESIEDELNDE INSEKTEN	311
4.9.6 WINDAUSBREITUNG VERSUS VEKTORIELLE INSEKTENAUSBREITUNG – EINE EINSCHÄTZUNG DER EFFIZIENZ IN DER AUSBREITUNGSSTRATEGIE VON BASIDIOSPOREN	313
4.10 ÖKOLOGISCHE KURZCHARAKTERISIERUNG DER INTERAKTIONSSYSTEME ZWISCHEN <i>G. JOYIOIDES</i> UND <i>G. GENTILIS</i> MIT DEN BASIDIOMEN VON <i>MEGACOLLYBIA PLATYPHYLLA</i> UND <i>MARASMIUS ALLIACEUS</i>	315
5 ZUSAMMENFASSUNG	318
6 LITERATUR	321

7 ANHANG

343

DANKSAGUNG

ERKLÄRUNG

LEBENSLAUF

1 Einleitung

In Biozönosen, wie sie von MÖBIUS (1877) vor bereits über hundert Jahren anhand nordfriesischer Austernbänke beschrieben wurden, steht jeder Organismus in stetigem Kontakt mit den Elementen seiner belebten und unbelebten Umwelt. Beständig wirken einerseits biotische Faktoren, beispielsweise Konkurrenzsituationen mit anderen Lebewesen, ein Fraßdruck durch Räuber oder ein möglicher Parasitismus, und andererseits abiotische Faktoren, beispielsweise die Witterung, der Sauerstoffgehalt oder in dem oben angeführten Beispiel auch die Salinität auf die Organismen ein und beeinflussen diese in ihren Lebensmöglichkeiten. Im Laufe der Evolution entwickelten sich in den verschiedenen Biozönosen aus diesem Aufeinandertreffen unterschiedlicher Organismen unter der Einwirkung biotischer und abiotischer Faktoren verschiedene Interaktionssysteme mit differenzierten Spezifitäten.

Obwohl derartige Interaktionssysteme als Synusien und Mikroökosysteme mit ihren vielgestaltigen Einzelelementen das Gerüst der übergeordneten Makroökosysteme bilden und dadurch deren stabilisierende Basis aufbauen, findet eine detaillierte Betrachtung der Strukturen der Wechselbeziehungen in den Synusien selbst im Rahmen ökologischer Studien erstaunlich selten statt. Vielmehr werden hingegen mit einem hohen operativen und finanziellen Aufwand die Analysen von Wechselbeziehungen auf molekularer Ebene vorangetrieben, gleichwohl die Mechanismen der Interaktionsbeziehungen zwischen den Organismen vielfach noch weitgehend ungeklärt oder sogar noch vollständig unerkannt sind.

Diese Vernachlässigung synoptischer Betrachtungen der in Ökosystemen auftretenden Interaktionssysteme gipfelt schließlich in der von LAWTON und BROWN (1993) formulierten Redundanzhypothese. Die Autoren sind der Überzeugung, daß das Fehlen einzelner Arten keine Auswirkungen auf ein Ökosystem zeigt, da der Ausfall der betreffenden Art durch andere Arten funktionell kompensiert werden kann. Wie jedoch kann die Redundanzhypothese als gerechtfertigt gelten, solange die Interaktionsmechanismen und Strukturen in den Mikrobiozönosen noch immer weitgehend unbekannt sind? Laut der zunächst von EHRLICH und EHRLICH (1981) geäußerten Überlegungen und von SCHEU (1999) und SCHLÄPFER und SCHMID (1999) in ihrer idiosynkratischen Hypothese aufgegriffenen Vorstellungen ist die funktionale Bedeutung von Arten nicht vorhersehbar. So kann durchaus eine Art in einem Ökosystem verzichtbar sein, in einem anderen Ökosystem jedoch eine funktional essentielle Rolle einnehmen. Vor dem Hintergrund dieser theoretischen Diskrepanz erscheint es notwendig, zur Einschätzung der funktionalen Bedeutung der Arten in einem Ökosystem innerhalb der Mikroökosysteme eine genaue Untersuchung der Mikrohabitate, der Lebensweisen und insbesondere der Wechselbeziehungen und deren möglichen Spezifitäten zwischen den Organismen vorzunehmen.

In der vorliegenden Studie wird einem dieser häufig übersehenen Mikrobiozönosen, dem Interaktionssystem zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen, nachgegangen. Dabei wird

erstmals der Versuch unternommen, einzelne abiotische und biotische Faktoren, die auf das Interaktionssystem einwirken, eingehend in ihrer Wirkung zu analysieren und die Wechselbeziehungen zwischen den beteiligten Organismen zu beschreiben um schließlich dieses Mikroökosystems in einer synoptischen Betrachtung zu charakterisieren.

1.1 Das Potential der Entstehung von Interaktionssystemen zwischen Insekten und Pilzen.

Um einen Überblick und eine allgemeine Einschätzung über die Möglichkeiten der Wechselbeziehungen zwischen den Insekten und Pilzen zu erhalten, bietet sich zunächst eine Betrachtung der Entwicklungsgeschichten der in diesem Gesamtkomplex miteinander interagierenden Organismen an.

Mit paläomykologischen Untersuchungen (z.B. SHERWOOD-PIKE & GRAY, 1985; STUBBLEFIELD *et al.*, 1985; STUBBLEFIELD *et al.*, 1983; TAYLOR *et al.*, 1992a, 1992b) in silurischen, devonischen und karbonischen Gesteinsablagerungen ist ein schlüssiger Beleg erbracht, daß bereits im Paläozoikum sämtliche Hauptgruppen des rezenten Pilzreiches vertreten waren. Aus diesem Befund folgert SHERWOOD-PIKE (1991), daß die Schlüsselemente der Makroevolution der Pilze in das frühe Paläozoikum oder das späte Präkambrium zurückreichen. Mit ihrer auf einem Abgleich zwischen Phylogenese und einer auf der Basis einer molekularen Uhr fußenden Datierung zur Abspaltung der terrestrischen Pilze von den Chytridiomyzeten vor ungefähr 550 Mio. Jahren wird obige Aussage über den Zeitpunkt von Schlüsselgeschehen in der Evolution der Pilze von BERBEE und TAYLOR (1993) unterstützt. Somit reicht die aktuell diskutierte allgemeine Phylogenie der „echten Pilze“ bis in einen Zeitraum von vor 570 Mio. Jahren zurück.

Das Entwicklungsgeschehen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Interaktion zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen umfaßt einen vergleichbar langen Zeitraum wie die Interaktionsstrukturen der Assoziationen zwischen Insekten und Angiospermen. Erfolgte die Radiation der Angiospermae vor etwa 150-125 Mio. Jahren (Oberes Jura bis Untere Kreide) so wird mit dem Fund des angeblich ältesten fossil belegten Homobasidiomyzeten *Phellinites digiustoi* (SINGER & ARCHANGELSKY, 1958) der Beginn der Radiation der Homobasidiomycetes auf einem Zeitpunkt des oberen Mittleren Jura vor ungefähr 160 Mio. Jahren datiert. Mit diesem Fruchtkörperfund wäre in einer Stammesgeschichte potentieller Interaktionssysteme zwischen Insekten und Makromyzetenfruchtkörpern, zumindest für einen holzabbauenden polyporen Pilz (SINGER & ARCHANGELSKY, 1958) ein bislang frühester Zeitpunkt für das Auftreten einer potentiellen Habitatressourcen für die basidiombesiedelnden Insekten belegt. Auch wenn die Interpretation des Fundes von HIBBETT *et al.* (1997) nicht anerkannt wird, so belegt dann doch ausdrücklich der bisher älteste Fossilfund eines Lamellenpilzes das Vorkommen agaricoider Pilzen in einem Zeitraum von vor etwa 94-90 Mio. Jahren (Mittlere Kreide) (HIBBETT *et al.*, 1995).

Die Radiation der Insekten begann nach SIEWING (1985) vor ungefähr 400 Mio. Jahren (Unteres Devon). In der hier vorliegenden Studie der Interaktionen zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen spielen von Seiten der Insekten die Staphyliniden die Hauptrolle. Mit dem von Gore (1988, zitiert nach ROSS & JARZEMBOWSKI, 1993) angeführten ersten fossil erhaltenen Beleg eines Staphyliniden wird herausgestellt, daß Kurzflügelkäfer bereits vor 215 Mio. Jahren (Obere Trias) auftraten. Hieraus resultieren nebeneinander verlaufende Entwicklungslinien von Staphyliniden und agaricoiden Pilzen, die über einen Zeitraum von mindestens 100 Mio. Jahren zurückreichen und somit annähernd dem Nebeneinander der Entwicklungslinien von Insekten und Angiospermae entsprechen.

Es bleibt festzuhalten, daß die ab dem Jura erfolgende enorme Radiation der Bedecktsamer und der Insekten in einem engen Zusammenhang wechselseitiger Beeinflussung gebracht wird. Ein derartiger Zusammenhang wird bei der Entwicklung von Insekten und Pilzen bisher kaum diskutiert, gleichwohl beide Organismengruppen doch gleichfalls auf länger währende nebeneinander verlaufende phylogenetische Entwicklungslinien zurückblicken. Diese Diskrepanz spricht auch DOWD (1992) an, der darauf hinweist, daß die Zahl der Studien über die Wechselbeziehungen zwischen Insekten und Pilzen verglichen mit der Vielzahl der Untersuchungen über die Insekten-Pflanzen-Assoziationen verschwindend gering ist.

Aus extrapolierten Schätzungen von HAWKSWORTH (1991) ist weltweit mit bis zu 1,5 Mio. Pilzarten zu rechnen. Extrapolationsschätzungen von PETERS und DETTNER (1999) lassen weltweit zehn bis 100 Mio. Insektenarten erwarten. Diese beträchtlichen Artenzahlen spiegeln bei beiden Organismengruppen die außerordentliche Variabilität und die hohen Anpassungsleistung bei dem Erringen neuer Ressourcen wider. Besiedeln die Insekten von polaren Gebieten bis hin zu den Tropen und Wüsten außer den marinen Gewässern sämtliche Lebensräume der Erde, so sind auch die Pilze weltweit verbreitet und haben dabei gleichfalls Extremlebensräume wie die Polargürtel (MÖLLER & DREYFUS, 1996) und sogar die Tiefsee (ZANDE, 1999) erobert.

Unter Berücksichtigung der langen Entwicklungsgeschichte, der hohen Artenzahlen und der ausgeprägten Anpassungsfähigkeiten der beiden Organismengruppen lassen sich zwei Thesen ableiten. Die beiden artenreichsten und überdies individuenreichsten Organismengruppen trafen im Verlaufe ihrer langen Entwicklungsgeschichte zwangsläufig immer wieder aufeinander und traten infolgedessen in verschiedenste Wechselbeziehungen. Sollten sich erfolgreiche Assoziationen aus diesen Begegnungen herausgebildet haben, so können diese Wechselbeziehungen, analog den Insekten-Pflanzen-Interaktionssystemen, gleichfalls Triebfeder für die immensen Artenzahlen bei beiden Organismengruppen gewesen sein, die noch immer beständig fortwirkt.

1.2 Die Insekten-Pilz-Interaktionssysteme im Blickfeld der Forschung

COLWELL und CODDINGTON (1994) und WILDING *et al.* (1989) stützen die These einer Entfaltung von Interaktionssystemen zwischen Insekten und Pilzen. Die Autoren führen an, daß Insekten und Pilze im Verlauf ihrer Evolution verschiedene Lebensgemeinschaften mit unterschiedlichen ökologischen Strukturen ausbildeten. In der Tat finden sich zu dem Interaktionskomplex zwischen Insekten und Pilzen einige Studien, die eindrucksvoll die Breite des Spektrums und die unterschiedlichen Strukturen in den Assoziationen zwischen den Organismen herausstellen. Auf der Grundlage einer unterscheidbaren Funktionalität in den jeweiligen Wechselbeziehungen lassen sich die Insekten-Pilz-Interaktionssysteme in fünf verschiedene Hauptsäulen unterteilen.

Der ersten Säule sollen die Interaktionssysteme zugeordnet werden, die nach der Analyse ihrer Strukturen offenkundig mutualistische Mechanismen aufweisen. Auf der einen Seite nutzen die Insekten die vergesellschafteten Pilze als Nahrungsressource, erbringen jedoch auf der anderen Seite dem Pilz wiederum bedeutende Gegenleistungen, indem die Tiere wesentliche Funktionen bei der Ausbreitung der Pilze und bei ihrer Versorgung mit Raum- und Substratressourcen übernehmen. Die Anpassungsmechanismen in diesen Interaktionssystemen können wie bei dem Basidiomyzeten *Entomocorticium dendroctoni* Whitn., Band. & Oberw. so weit entwickelt sein, daß der Pilz keine Schleudersporen mehr ausbildet, sondern „sessile“ Sporen produziert und sich somit vollständig auf die vektorielle Ausbreitung durch den assoziierten Käfer (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) angepaßt hat (WHITNEY *et al.* 1987).

Neben den tropisch verbreiteten Interaktionssystemen zwischen Blattschneiderameisen (Attini) (CHERRET *et al.*, 1989; FISHER *et al.*, 1994; WEBER, 1979) oder Termiten (Macrotermitinae) (BATRA & BATRA, 1979; WOOD & THOMAS, 1989) mit ihren assoziierten Pilzen gehören auch die in den gemäßigten Breiten vorkommenden Bismysteme zwischen Borkenkäfern (Scolytidae und Platypodidae) (BEAVER, 1989; CASTELO *et al.*, 1976; WHITNEY & COBB, 1972; WHITNEY *et al.*, 1987) und Holzwespen (Sciaridae) (GILBERTSON, 1984; MADDEN & COUTTS, 1979; PARKIN, 1942; STILLWELL, 1966; TABATA & ABE, 1995) mit ihren vergesellschafteten Pilzarten in diese erste Kategorie. Insbesondere den Interaktionssystemen zwischen Blattschneiderameisen beziehungsweise Termiten und Pilzen und Borkenkäfern und Pilzen wurde aufgrund ihrer Auffälligkeit und ihrer wirtschaftlichen Bedeutung hohe Aufmerksamkeit zuteil, so daß sie einen höheren Bekanntheitsgrad aufweisen. Es gibt zwei weitere Interaktionssysteme, die wohl gleichfalls in diese Säule mutualistischer Wechselbeziehungen einzuordnen sind. Hierbei handelt es sich zum einen um das bisher weit weniger untersuchte und noch vielfach übersehene Interaktionssystem zwischen Gallmücken (Cecidomyiidae) und Pilzarten, die in den von den Gallmücken hervorgerufenen Pflanzengallen vorkommen (z.B. BISSET & BORKENT, 1988; KEHR, 1998). In diesem System ernähren sich die Larven der Mücken von den in den Gallen vorhandenen Pilzmyzelien, während die adulten Gallmücken vermutlich zur effizienten

Verbreitung der Pilze beitragen. Zum anderen handelt es sich um die Assoziation zwischen Schildläusen (*Coccina*) und Pilzen der Gattung *Septobasidium*. Die eigentlich als Entomopathogene charakterisierten Pilze der Gattung *Septobasidium* haben sich in dieser Assoziation in einer Wechselbeziehung etabliert, die eher mutualistische als antagonistische Züge aufweist. Zur eigenen Ernährung dringt der Pilz, der eine Schildlauskolonie überwächst, in einzelne Tiere ein und tötet diese ab. Allerdings hat der Pilz durch das Überwachsen der Schildlauskolonie wiederum Schutzfunktion für die Gesamtkolonie, da die Schildläuse dem Zugriff von Schlupfwespen entzogen sind. Einen kurzen Einblick in dieses interessante und akkurat aufeinander abgestimmte Interaktionssystem gibt beispielsweise EVANS (1988, 1989).

Zur zweiten Säule der Insekten-Pilz-Interaktionssysteme sollen die Assoziationen zusammengefaßt werden, in denen Pilze im Verdauungstrakt der Insekten als transistierende oder persistierende Organismen ihre fakultative oder obligate Lebensgrundlage finden. In diesen Fällen schwanken die interspezifischen Wechselbeziehungen zwischen Kommensalismus und Mutualismus. Der Pilz erhält im Insekt Raum- und Nahrungsressourcen und kann dem Insekt durch physiologische Abbau- und Umbauleistungen Nahrungsressourcen verfügbar machen, die das Tier alleine nicht erschließen könnte. Ein von den Pilzen verursachter Nährstoffentzug fällt demgegenüber wohl kaum ins Gewicht (siehe z.B. MURRIN, 1996). Der Verdauungstrakt der Tiere ist ein ausnehmend günstiger Ort für die Entwicklung von Mikroorganismen (DOUGLAS & BEARD, 1996). Dennoch wurde auf dem insgesamt bisher noch wenig erschlossenen Interaktionsgebiet des intestinalen Vorkommens von Pilzen in Insekten vornehmlich der Vergesellschaftung zwischen xylobionten Käfern und Hymenopteren mit Hefepilzen Aufmerksamkeit zuteil (JURZITZA, 1963). DOUGLAS und BEARD (1996) berichten, daß zahlreiche Arten der Cerambycidae mit Hefen assoziiert sind, während BISMANNIS (1976) und JURZITZA, (1979) über die Existenz von Hefepilzen in speziellen Myzetozyten im Caecum der Anobiidae Auskunft geben. Eine weitere in diese Säule aufzunehmende Gruppe bilden mit einigen wenigen Ausnahmen die Insektenvergesellschaftungen mit Pilzen der Klasse der Trichomycetes. Pilze dieser Gruppe treten gleichfalls endozoisch in den Arten der Insektengruppen der Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera und Coleoptera auf. Da, wie oben angeführt, nach MURRIN (1996) für das Insekt der Entzug von Nährstoffen durch die im Hinterdarm angesiedelten Pilze zu vernachlässigen ist, wird diese Assoziation vom Autor den kommensalistischen Bisystemen zugeordnet.

Eine dritte Säule vermittelt aufgrund der ökologischen Charakteristik ihrer Assoziation zwischen der vorangehenden und der vierten Säule der hier unterteilten Insekten-Pilz-Interaktionssysteme. Bei diesem Bisystem, in dem der Pilz exozoisch auf der Cuticula des Insekts angesiedelt ist, handelt es sich um die bisher wenig untersuchten obligaten Assoziationen zwischen Insekten und Pilzen der Ordnung der Laboulbeniales. Aufgrund der Studien über die Käferfauna in tropischen und temperaten Gebieten schätzen WEIR und HAMMOND (1997) die Zahl der bisher nicht beschriebenen Arten der Laboulbeniales auf eine Zahl zwischen 10000 und 50000 Arten. Damit bildet die Ordnung der Laboulbeniales vermutlich eine der diversesten und artenreichsten Gruppen innerhalb der Abteilung der

Ascomycota. Sofern sich die Schätzungen als berechtigt erweisen, manifestiert sich an diesem Beispiel innerhalb der Insekten-Pilz-Interaktionssysteme besonders eindrucksvoll eine im Verlaufe der Evolution entstandene Spezifität zwischen Insekten und assoziierten Pilzen. In dieser spezifischen Interaktion entwickelten die Laboulbeniales eine auffällige Artendiversität und vor diesem Hintergrund wird die Assoziation zwischen den Laboulbeniales und den Insekten hier als eigene Säule geführt. Das Interaktionssystem, in dem die Pilze in Teilen die Insekten nicht nur artspezifischen sondern sogar organspezifisch (Flügel, Beine, Mundwerkzeuge) besiedeln, wird von MURRIN (1996) als kommensalistische Insekten-Pilz-Assoziation beschrieben. Allerdings wurde festgestellt, daß der Pilz dem Insekt vermutlich aus der Cuticula mit den darunterliegenden Schichten und aus dem Hämocoel Nährstoffe entzieht (SCHELOSKE, 1969). TAVARES (1979) berichtet sogar bei einigen dieser Pilzarten über Haustorienbildung. Dennoch erfährt das Insekt scheinbar von dieser Pilzbesiedlung keine offenkundig erkennbaren Schädigungen (MURRIN, 1996). Im Gegensatz zu dieser Aussage werden die Laboulbeniales jedoch von ROSSI (1998) und von ROSSI und SANTAMARIA (2000) weiterhin als insektenparasitierend eingestuft. Eine nähere Begründung für diese Einklassifizierung geben die Autoren jedoch nicht.

In der vierten Säule finden sich die Insekten-Pilz-Assoziationen, in denen der Pilz einseitig einen Vorteil aus der Vergesellschaftung mit dem Insekt zieht. In diesen parasitischen oder parasitoidischen Systemen befallen die Pilze die Insekten, beuten sie als Nahrungsressource aus und töten sie letztlich zumeist ab. Besonders die insektenpathogenen Arten der Gattung *Cordyceps* erregen mit ihren markanten Fruktifikationsorganen und mit ihren bemerkenswerten Infektionsmechanismen und Entwicklungszyklen Aufmerksamkeit (z.B. HODGE *et al.*, 1998; MAINS, 1958; MÜLLER-KÖGLER, 1965). Durch das Abtöten der Tiere weckten die in diesen Systemen vergesellschafteten Pilzarten aus wirtschaftlichen Aspekten Interesse bei der Suche nach biologischen Bekämpfungsmitteln von Schadinsekten in der Land- und Forstwirtschaft. Einen Überblick über bekannte insektenpathogene Pilzarten wie *Entomophthora spp.*, *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sorok. oder *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viégas geben unter anderem EVANS (1989) und KELLER und ZIMMERMANN (1989). Die Anwendung insektenpathogener Pilzarten zur Schädlingsbekämpfung, die Wirkungsweise und die Infektionsmechanismen werden beispielsweise von GILLESPIE und MOORHOUSE (1989) und CHARNLEY (1984, 1989) beschrieben.

Die in der vorliegenden Studie untersuchten Interaktionssysteme zwischen Insekten mit den Basidiomen agaricoider Pilze können insgesamt in die Gruppe der Assoziationen zwischen Insekten mit Makromyzetenfruchtkörpern eingegliedert werden und lassen sich einer fünften Säule der Zusammenschlüsse von Insekten mit Pilzen zuordnen. Obwohl diese Insekten-Pilzfruchtkörper-Assoziationen oberflächlich betrachtet eine Nähe zur ersten Säule besitzen, erlauben die bislang wenig erforschten Strukturen keine nähere ökologische Charakterisierung dieser Systeme. Aus diesem Grund sollen diese Assoziationen zunächst als eigener Pfeiler der Insekten-Pilz-Interaktionssysteme geführt werden. Der Großteil der bisherigen Untersuchungen hat sich mit der Ermittlung und Auflistung der in diesen

Interaktionen vergesellschafteten Assoziationspartnern befaßt. Die Interaktionssysteme lassen sich anhand der Basidiome der beteiligten Pilzpartner in zwei Einheiten auftrennen. Auf der einen Seite stehen Insektenassoziationen mit den weichfleischigen und ephemeren Basidiomen der Röhrlinge (Boletales) und Lamellenpilze (Agaricales s.l.). An diesen Basidiomen wurde überwiegend das Artenspektrum der Dipterenfauna untersucht (z.B. BUXTON 1960; EISFELDER, 1954, 1955a, 1955b, 1956, 1957; HACKMANN & MEINANDER, 1979; PLASSMANN, 1971). Auf der anderen Seite bilden die Insektenassoziationen mit den hartfleischigen und ausdauernden Fruchtkörpern der Baumpilze („Aphylophorales“) eine Gruppe. Innerhalb dieser Gruppe wurde zumeist speziell das Käferspektrum eingehender betrachtet (z.B. CHAGNON, 1935; DONISTHORPE, 1931, 1935; LAWRENCE, 1973; PAVIOUR-SMITH, 1960; SCHERF, 1966). Mit ihren ausdauernden, häufig fast holzartig harten Fruchtkörpern haben die aphylophoralen Basidiome der konsolenförmigen Baumpilze nicht nur für die Insekten eine völlig andere Ressourcencharakteristik als die kurzlebigen, weichfleischigen boletalen und agaricoiden Fruchtkörper. Auch für die Bearbeiter sind die aphylophoralen Basidiome methodisch wesentlich einfacher zu handhaben, da ihre Standorte teilweise über Jahre hinaus fixiert sein können. Wahrscheinlich bietet letztgenannter Umstand die Erklärung, warum der weitaus größte Teil der Studien über Insekten-Basidiomyceten-Interaktionen die Pilzgruppe der Aphylophorales aufgreift (u.a. GRAVES, 1960; MATTHEWMANN & PIELOU, 1971; MINCH, 1952; NUSS, 1975; PIELOU & MATTHEWMANN, 1966).

Im Hinblick auf die Käferfauna an den Makromyzetenbasidiomen weisen bereits SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) darauf hin, die Hartpilze und die Weichpilze als Mikrohabitate auseinanderzuhalten und die hier siedelnden Käferverbände zu unterscheiden. Bei Betrachtung der Artenlisten wird offenkundig, daß an den weichfleischigen Basidiomen der boletalen und agaricoiden Pilze die Familie der Staphylinidae vorherrschend auftritt, während an den hartfleischigen aphylophoralen Basidiomen der Baumpilzen eine ganze Anzahl von unterschiedlichen Käferfamilien durchaus auch mit höheren Individuenzahlen vorkommen kann (BENICK, 1952; KLIMASZEWSKI & PECK, 1987; SCHEERPELTZ & Höfler, 1948; EISFELDER, 1961, 1963). Insbesondere die Käferfamilie der Cisidae, die ausschließlich an den aphylophoralen Basidiomen vorkommt, bildet hier eine typische Differentialgruppe.

Den Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bildet die Untersuchung der Vergesellschaftungen zwischen Käfern mit agaricoiden Basidiomen. Auch wenn die Basidiome dieser Pilzgruppen bisher, wie oben dargelegt, vorwiegend hinsichtlich des Artenspektrums der Diptera betrachtet wurden, lassen sich auch an diesen Basidiomen eine Vielzahl von Koleopteren nachweisen (BENICK, 1952; EISFELDER, 1961, 1963; SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948). Es ist bemerkenswert, daß wohl noch heute die mittlerweile 50 Jahre zurückliegenden Werke von BENICK (1952) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) als Meilensteine im Studium der Käfer-Pilzfruchtkörper-Interaktionen gelten müssen. Neben dem eigentlichen Hauptaugenmerk, einer in bisher einzigartiger Ausführlichkeit erfolgten Artenerfassung von miteinander assoziierten Käfern und Pilzen, wurden in diesen Studien auch vereinzelt Strukturelemente der Käfer-Pilz-Interaktionssysteme eingehender

beschrieben. So berichten die Autoren in der Analyse ihrer Artenaufzeichnungen von einer offenbar mit dem Alter der Pilzfruchtkörper einhergehenden Käfersukzession. Diese Abfolge der Arten deutet auf eine Spezialisierung der Käfer auf spezifische, mit dem Zustand der Pilzfruchtkörper in Zusammenhang stehenden Bedingungen hin. Da tiefergreifende Analysen der Interaktionsstrukturen zwischen den Käfern und Pilzen jedoch nicht das unmittelbare Ziel der genannten Arbeiten waren, wurde die möglichen Ursachen dieser Sukzession, die Wirkung weiterer Einflußfaktoren auf das Besiedlungsgeschehen der Käfer am Basidiom und die Aufdeckung weiterer Interaktionsmechanismen nicht verfolgt.

Durch die umfangreichen Artenlisten der Studien entstanden jedoch Referenzdaten, die wertvolle Aufschlüsse im Vergleich mit heutigen Aufsammlungsdaten zulassen. Es gilt jedoch bei einem derartigen Vergleich zu berücksichtigen, daß sich - wie auch in der überwiegenden Anzahl der weiteren Insekten-Pilzfruchtkörper-Studien - die Artenlisten auf Positivfunde gründen und unbesiedelte Fruchtkörper nicht in die Ergebnisse einbezogen wurden. Diese Vorgehensweise schließt die Gefahr einer Überinterpretation der Besiedlungsverhältnisse der Basidiome ein. In der Folge kann es leicht zu einer verfälschten Einschätzung bei den möglichen Spezifitäten zwischen Käferarten und Pilzarten kommen. Auch wenn sich, wie diese Studie darlegen wird, eine ausbleibende Fruchtkörperbesiedlung vielfach multifaktoriell begründet und damit schwierig zu interpretieren ist, so sollten zukünftig dennoch für eine genauere Charakteristik der Käfer-Pilz-Interaktionssysteme auch die Negativfunde von nicht besiedelten Fruchtkörpern und ihre Begleitumstände in die Auswertung einbezogen werden.

Es existieren nur wenige Studien, die eine direkte Untersuchung von Interaktionsmechanismen zwischen Insekten und Pilzfruchtkörpern vornehmen. Die Mykophagie (BRUNS, 1984; HAMMOND & LAWRENCE, 1989; HANSKI, 1989; LAWRENCE 1989; MARTIN, 1979; NEWTON, 1984) gehört zu den Einzelaspekten dieser Interaktionssysteme, die eine verstärkte Aufmerksamkeit erfuhren. Auch Untersuchungen über die Farbigkeit der Pilzfruchtkörper (ISAAC, 1994) und über die von den Fruchtkörpern ausgehenden leichtflüchtigen Geruchsstoffe (z.B. RAPIOR *et al.* 2000; WOOD *et al.*, 1990, 1994), denen bei der Assoziation mit Insekten im Rahmen der Habitatfindung eine grundlegende Bedeutung zukommen kann, wurden letztlich in ihrer interaktionsspezifischen Tragweite nicht näher analysiert. Diese Vernachlässigung steht in krassem Gegensatz zu den vielzähligen Untersuchungen über die Interaktionsprinzipien und die Strukturelemente der Insekten-Pflanzen-Assoziationen. Das in etlichen Studien (u.a. BERENBAUM, 1983; EHRLICH & RAVEN, 1964; FEENY, 1975; THOMPSON & BURDON, 1992) beschriebene und noch heute immer wieder kontrovers diskutierte Prinzip der Koevolution wurde aus den Interaktionsstrukturen zwischen Insekten und Pflanzen abgeleitet. In diesem Zusammenhang wurde und wird anhaltend die Bedeutung insbesondere chemischer und visueller Signalwirkungen bei der Bildung und der Feinabstimmung der Wechselbeziehungen zwischen Insekt und Pflanze herausgestellt. Die insektenvermittelte Pilzsporenausbreitung (z.B. PIROZYNSKI & MALLOCH, 1988; MALLOCH & BLACKWELL, 1992) wurde in einigen Assoziationen untersucht. Zwar stellt BENICK (1952) bereits die These in den Raum, daß fruchtkörperbesiedelnde Insekten einen

Beitrag bei der Ausbreitung der Sporen ihrer Wirtspilze übernehmen, jedoch wurde diese Aussage bisher nicht näher überprüft. Im Komplex der vektoriellen Pilzsporenausbreitung durch Insekten wurden insbesondere die Wechselbeziehungen zwischen Insekten und phytopathogenen Pilzen beleuchtet (z.B. BATRA & BATRA, 1985; CROWE, 1963; KOHLMAYER & KOHLMAYER, 1974; NUORTEVA & LAINE, 1968; WINDELS *et al.*, 1976). Die Assoziationen zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen wurden jedoch überraschend in diesem Punkt bisher nicht eingehender beachtet.

Agaricoide Pilze verfügen wie Pflanzen über eine Vielzahl von Sekundärmetaboliten. Diese Inhaltsstoffe können wie bei den Pflanzen die Basis für eine vielgestaltige interspezifische Kommunikation zwischen Insekten und Pilzen stellen. Die Existenz von Pilzmückenblumen als Pilzmimeten (siehe VOGEL 1978a, 1978b) zeigt, daß sich auch bei Insekten und Pilzen eng aufeinander abgestimmte Wechselbeziehungen im Verlauf der Phylogenese etabliert haben müssen. Schließlich konnte eine pflanzliche Pilzmimese nur bei bestehenden dauerhaften Insekten-Pilz-Assoziationen evolutiv erfolgreich sein. Trotz dieser angeführten Voraussetzungen für spezifische Wechselbeziehungen steht die Erforschung der Insekten-Pilz-Interaktionssysteme auch im Hinblick auf ihre einzelnen Strukturelemente weit hinter denen der Insekten-Pflanzen-Interaktionssysteme zurück.

Die Literatur bezüglich der Käfer-Pilz-Assoziationen zusammenfassend führt zu dem Urteil, daß bislang nur wenige Autoren wie beispielsweise ASHE, LIPKOW oder RUSCH den Versuch unternahmen, mit Hilfe einer Fokussierung auf eine definierte taxonomische oder ökologische Pilzkäfergruppe eine detailliertere Betrachtung über die Interaktionsstrukturen, die zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen auftreten, zu erringen. ASHE (1981, 1982, 1984a, 1984b, 1986, 1987) untersuchte neben der Käfertaxonomie im Subtribus Gyrophaenina auch Fragen zur Lebensweise dieser Käfergruppe an Pilzfruchtkörpern. Verschiedene ökologische Aspekte in der Assoziation von *Oxyporus*-Arten mit Makromyzetenfruchtkörpern studierte LIPKOW (1997). RUSCH (1995) beschränkte sich in seiner Arbeit schließlich jedoch wiederum hauptsächlich auf das alleinige Erfassen der verschiedenen *Gyrophaena*-Arten an den Pilzfruchtkörpern. Somit fehlt nach wie vor eine ausführliche und die auftretenden Einzelaspekte synoptisch zusammenführende Studie über diese häufig übersehene Interaktionssysteme zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen. Dieser Umstand machte es notwendig, für die in der vorliegende Studie angestrebte Charakterisierung der ausgewählten Käfer-Pilz-Interaktionen neuartige Herangehensweisen zu entwerfen.

Neben den bislang erwähnten, zumeist artenerfassenden Studien ist noch eine weitere Forschungsrichtung zu nennen, die die Assoziationen zwischen Insekten und weichfleischigen Fruchtkörpern als aufschlußreichen Studiengegenstand entdeckte. Eine treibende Kraft für Einblicke in die Strukturen dieser Interaktionssysteme kam aus der Populationsökologie. Populationsökologen entdeckten diese Insekten-Pilz-Assoziation als geeignetes Modellsystem, um ihre Hypothesen zu formulieren und diese auf der Ebene von lebendig miteinander agierender Organismen zu überprüfen. Wie Dung, Kadaver oder Früchte stellen insbesondere die Fruchtkörper der boletoiden und agaricoiden Pilzarten mit

ihrer sehr lokalen, kurzlebigen und nicht exakt kalkulierbaren Fruchtkörperbildung eine vorzügliche Experimentalbasis zur Untersuchungen einer Insektenbesiedlung an flächig eng begrenzten, ephemeren Inselhabitaten. Zielsetzung der Arbeiten war es, allgemeingültige Antworten auf zentrale populationsökologische Fragestellungen zu finden (siehe hierzu u.a. ATKINSON & SHERROCKS, 1981; COMINS & HASSELL, 1987; SHORROCKS *et al.*, 1979). Untersuchungsschwerpunkte bildeten die intra- und interspezifische Konkurrenzsituationen, sowie die Aggregation und die Artenkoexistenz der Tiere an zeit- und räumlich begrenzten Habitat- und Nahrungsressourcen (u.a. GRIMALDI, 1985; GRIMALDI & JAENIKE, 1984; JAENIKE & JAMES, 1991; ROSEWELL *et al.*, 1990). Aufgrund vielfach erprobter und einfacher Zuchtbedingungen wurde bei der Analyse der Fragestellungen von Seiten der Insekten hauptsächlich die Dipterengattung *Drosophila* herangezogen. Infolgedessen fehlen für Käfer, die in der vorliegenden Studie das Hauptaugenmerk finden, auch für diese populationsökologischen Interaktionselemente notwendiges Datenmaterial. Dieser Sachverhalt macht es notwendig, in der Diskussion der Käfer-Fruchtkörper-Interaktionen zu diesen Punkten zum Teil auf Analogieschlüsse aus den Ergebnissen der weitaus zahlreicheren Dipterenstudien zurückzugreifen.

Der hier vorgestellte kurze Abriß über die Gesamtheit der verschiedenen Insekten-Pilz-Interaktionssysteme, der im Diagramm der Abbildung 1 nochmals kurz zusammengefaßt ist,

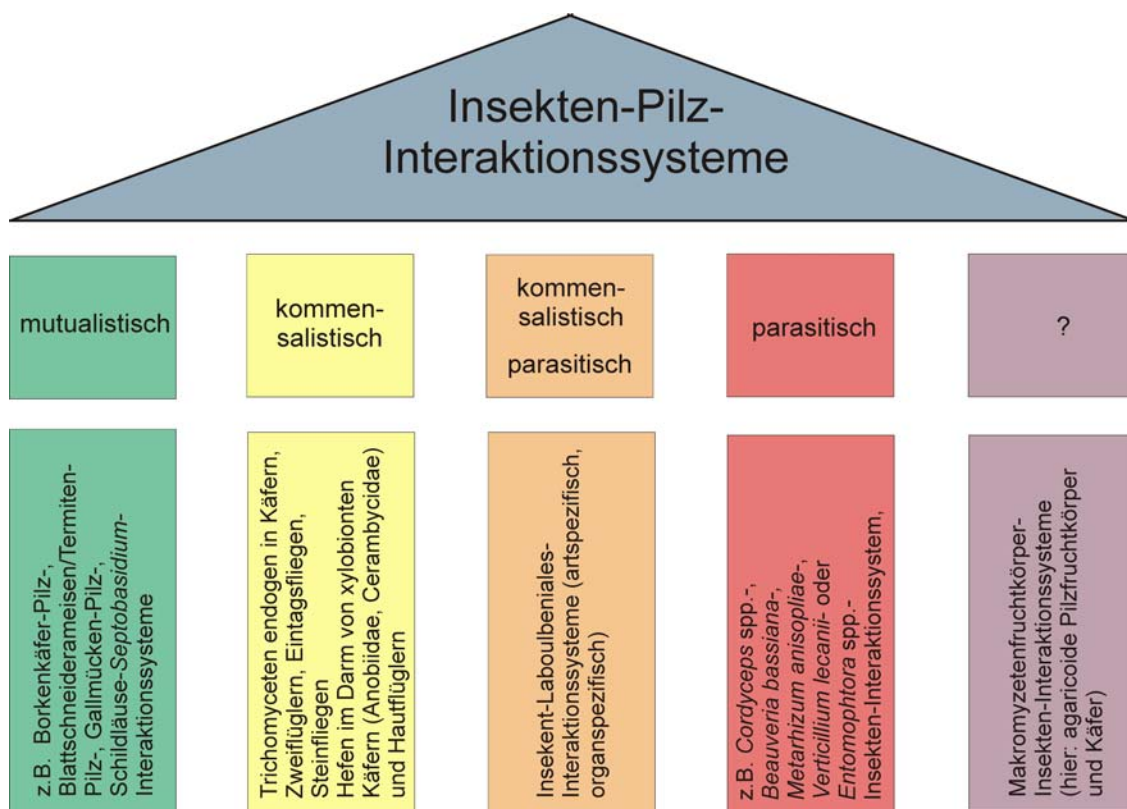


Abbildung 1: Die fünf Säulen der Insekten-Pilz-Assoziationen. Nähere Erläuterungen im Text.

verdeutlicht die Diversität und die Besonderheiten dieser Assoziationen. Bei den miteinander interagierenden Insekten und Pilzen handelt es sich um die artenreichsten Organismengruppen, die infolge ihres hohen Anpassungspotentials die verschiedensten ökologischen Lebensformen entwickelten und sich in mannigfaltigen Nischen etablierten. Überdies beeinflussen diese Organismen aufgrund ihrer breit differenzierten Lebensformen auch stetig die übergeordneten Großökosysteme. Zu nennen ist in diesem Zusammenhang die herausragende Bedeutung der Pilze in Waldökosystemen, in denen diese beispielsweise als Symbionten, durch die Mykorrhizierung der Baumwurzeln, als Parasiten, als Pathogene und als Holz- und Streuzersetzer in Erscheinung treten. Ihre gewichtige Rolle allerdings wird, wie anhand der geringen Anzahl der ökologischen Studien über Pilze abzulesen ist, auch heute noch immer vielfach unterschätzt.

So muß festgestellt werden, daß die Insekten-Pilz-Interaktionssysteme im Vergleich mit den Insekten-Pflanzen-Assoziationen weitgehend weiße Flecken auf einer Karte der Bioten zwischen Insekten und anderen Organismen sind. Zwar lassen sich durchaus einige Studien finden, die sich mit den spektakulären und augenfälligen Interaktionen zwischen Insekten mit Pilzen befassen, jedoch bei der Assoziation zwischen Insekten und Makromyzetenfruchtkörpern zeigt sich weiterhin ein hohes Informationsdefizit. Hier beschränkten sich Studien vielfach lediglich auf die Ermittlung der an dieser Assoziation beteiligten Arten und ließen die Interaktionsmechanismen, auf denen die Assoziationen basieren außer Acht. Andere Studien befassen sich mit isoliert stehenden Einzelaspekten dieser Interaktionssysteme, ohne diese in die Insekten-Pilz-Assoziationen zu integrieren und können so ebenfalls nur einen geringen Beitrag zur Erfassung der Interaktionsmechanismen und zur Einschätzung der Spezifität dieser Interaktionssysteme liefern. Es fehlt an integrativen Betrachtungen, die die verschiedenen Aspekte der Interaktion zwischen den Insekten und den Basidiomen agaricoider Pilze aufgreift und zusammenführt. Eine ausführlichere ökologische Charakterisierung und eine Diskussion über die Bedeutung und die Einbettung dieser Synusien in die übergeordneten Makroökosysteme wurden bislang nicht geführt. Eine derartige synoptische Beschreibung der Assoziation zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen ist das Bestreben der vorliegenden Arbeit.

Zudem eröffnet sich mit der Untersuchung der hier betrachteten Insekten-Pilz-Assoziationen zusätzlich die Möglichkeit, die Gesetzmäßigkeiten der Interaktionen von Organismen in ephemeren Mikrohabitaten zu studieren und die bisher vielfach nur unzureichend geklärten Strukturen und kontrovers diskutierten Vorstellungen über derartige kurzlebige Synusien zu analysieren und zu überprüfen.

1.3 Ziele der Untersuchung

Im Rahmen der vorliegenden Studie wird aus den zumeist wenig untersuchten Interaktionssystemen zwischen Insekten und Pilzen mit der Assoziation zwischen Insekten - mit fokussiertem Blick auf die Ordnung der Coleoptera - und den Basidiomen agaricoider Pilze ein bisher kaum wahrgenommenes und zumeist nur hinsichtlich seiner

Insektenartendiversität untersuchtes Interaktionssystem herausgegriffen. Die Schwerpunkte der Untersuchungen liegen in einer Beschreibung von Assoziationsspezifitäten und in der Erfassung der diesen Bisystemen zu Grunde liegenden Interaktionsmechanismen mit der Zielrichtung die Wechselbeziehungen zwischen den beiden Organismengruppen eingehend zu charakterisieren.

Es ist unbestritten, daß Insekten und Pilzen in Ökosystemen aufgrund ihrer differenzierten ökologischen Lebensformen und infolge der Besetzung unterschiedlicher Nischen ein herausragender Stellenwert zukommt. Dies wirft die Frage auf, welche Bedeutung dann einer Assoziationen aus den beiden Organismengruppen für das übergeordnete Ökosystem zukommt. Erst wenn die vielfältigen Wechselbeziehungen in ihren Abläufen und Zusammenhängen genauer verstanden sind, wird sich eine Chance auftun, das vernetzte Zusammenspiel der verschiedenen einzelnen Untereinheiten in den Ökosystemen zu einem Gesamtbild zusammenzusetzen. Mit dem Versuch einer ökologischen Charakterisierung des Interaktionssystems wird die Funktionalität der Wechselbeziehungen des Bisystems analysiert.

Im Mittelpunkt dieser Studie steht eine eingehende Analyse der einzelnen Strukturelemente der Assoziation zwischen den Insekten und den Fruchtkörpern agaricoider Pilze. Um die verschiedenen Elemente in diesen Wechselbeziehungen detailliert studieren zu können, mußte eine weitgehende Beschränkung auf ausgewählte Interaktionssysteme stattfinden. In der vorliegenden Arbeit wurden die Interaktionssysteme zwischen Arten der Staphylinidengattung *Gyrophana* und den Pilzarten *Marasmius alliaceus* (JACQ.: FR.) FR. beziehungsweise *Megacollybia platyphylla* (PERS.: FR.) KOTL. & POUZ gewählt, da nach Voruntersuchungen (HENNEBERG, 1996) anzunehmen war, daß diese Systeme die verschiedenen Grundvoraussetzungen für eine derartige vielschichtige Untersuchung erfüllen. Die beide Pilzarten sind in den mitteleuropäischen Buchenwäldern verbreitet und es war davon auszugehen, daß ihre Basidiome bei entsprechenden Witterungsverhältnissen in den betrachteten Waldgebieten auch in höherer Abundanz zu finden sein würden. Überdies wird in den Arbeiten von BENICK (1952), SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) und RUSCH (1990) *Megacollybia platyphylla* als eine Pilzart mit auffallender Käferbesiedlungskonstanz ausgewiesen. Bei Basidiomen der Pilzart *Marasmius alliaceus* konnte HENNEBERG (1996) gleichfalls eine nähere Assoziation mit Käfern aufdecken. Anhand dieser ausgewählten Pilzorganismen erfolgte zunächst eine Einschätzung des Spezifitätsniveaus der Wechselbeziehungen zwischen Basidiomen und den besiedelnden Käferarten. Um ein tatsächliches Abbild der Besiedlungsstruktur der Pilze und ihrer Interaktionsspezifität zu erlangen, erfolgte diese Untersuchung durch Aufsammlung von Positiv- als auch von Negativproben.

In der Arbeit wird eine tiefgreifende Einschätzung und Charakterisierung der Interaktion zwischen den Käfern und den betrachteten Pilzarten vorgenommen. Diese betrifft zunächst eine ökologische Einordnung des Habitats „Pilzfruchtkörper“. So wird das Umfeld der Assoziation beleuchtet, indem die Umwelteinflüsse abiotischer (Fruktifikationszeitraum,

Habitatstruktur, Witterungseinflüsse) und biotischer Faktoren (Raumstruktur, Fruchtkörperzustand, intra- und interspezifische Konkurrenz) in ihren einschränkenden oder fördernden Einflußmechanismen analysiert werden.

Agaricoide Fruchtkörper sind flächenhaft eng begrenzt, rasch vergänglich und kennzeichnen sich durch eine hohe Diskontinuität in ihrem Vorkommen. Diese Konzentration von Negativfaktoren steht an sich einer Ausbildung von spezifischen Interaktionssystemen - wie sie für Insekten und Pflanzen oftmals beschrieben werden - entgegen. Insbesondere der Faktor der Diskontinuität in der Präsenz der agaricoiden Basidiome erscheint hier als eine augenfällige und außerordentliche Schranke für die Etablierung spezifischer Interaktionen. Schließlich ist anzunehmen, daß dieser Faktor die Insekten beim Auffinden der geeigneten Fruchtkörper behindert und so ein konsistentes Aufeinandertreffen der Interaktionspartner verhindert. Als Folge aus dieser Überlegung resultiert die Frage, durch welche Strategien es den Käfern gelingt, die Pilzfruchtkörper stetig aufzufinden und in diesem schwierigen Umfeld eine über Generationen fortdauernde Bindung an die entsprechenden Basidiome der agaricoiden Pilzarten zu realisieren.

Wie SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) durch ihre nach HESSE (1924) vorgenommene Einteilung der Käfer in zufällige Myzetoxene, fakultative Myzetophile und obligate Myzetobionten aufzeigen, sind die Käferarten bei der Besiedlung der Basidiome in unterschiedlicher Weise an die Mikrohabitate der Makromyzetenfruchtkörper gebunden. Nicht nur die ermittelten Dominanz- und Konstanzwerte beschreiben den Bindungsgrad zu den Pilzen. Der Bindungs- und Spezialisierungsgrad kennzeichnet sich auch darin, ob die Käfer den Pilzfruchtkörper nur in einem ihrer Entwicklungsstadien aufsuchen oder im Unterschied dazu in einer außerordentlichen Beziehung ihren gesamten Entwicklungszyklus an den Basidiomen vollführen. Aufgrund des fehlenden Fruktifikationskontinuums der agaricoiden Pilze kann postuliert werden, daß sich bei spezialisierten Käferarten im Lebenszyklus und in der Populationsbiologie Interaktionselemente finden, die das Überleben der Art in diesen unsicheren Habitaten sicherstellen. Erschöpfende Ausführungen zu dieser Vermutung wurden bislang nicht berichtet. Somit gilt es in diesen Punkten den Entwicklungszyklus derartig hochspezialisierter Käferarten aufzuklären und ihre Populationsstrukturen näher zu beleuchten. Es eröffnet sich in diesem Zusammenhang eine Einschätzung des möglichen Modellcharakters der untersuchten Interaktionssysteme hinsichtlich populationsbiologischer Modellvorstellungen. Diese betrachten das Aggregationsverhalten von Tieren unter dem Gesichtspunkt einer in ephemeren Habitaten besonders ausgeprägten intra- und interspezifischen Konkurrenzsituationen.

Zur ökologischen Charakterisierung der Käfer-Pilz-Interaktionssysteme wird außerdem den Mechanismen der Interaktion nachgegangen. Nutzen die Käfer die Pilzfruchtkörper als Habitat, so gilt es die Folgen dieser Besiedlung einzuschätzen. Es stellt sich an diesem Punkt die Frage nach der Art der Interaktion. Liegen der Assoziation lediglich kommensalistische Strukturen zugrunde, oder handelt es sich um eine parasitische Ausbeutung der Ressource

„Pilzfruchtkörper“ durch die Käfer, oder aber weist die Assoziation mutualistische Eigenschaften auf?

Es wird untersucht, ob sich die Insekten vom Pilzplektichum oder von den Pilzsporen der besiedelten Pilze ernähren. Diese alleinige Beobachtung würde einer Ausbeutung der Ressource Pilz durch die Insekten gleichkommen, denn eine intensive mykophagische Ernährungsweise der Insekten kann durchaus tiefgreifende Folgen verursachen. So weisen GOCHENAUR (1987), GUEVARA *et al.* (2000a), HANLON (1981) und NEWELL (1984a, 1984b) darauf hin, daß eine mykophagische Ernährung bei Käfern und anderen Arthropoden zu einer erheblichen Verringerung des Pilzsporenanteils beitragen und somit letztlich auch zu Veränderungen in der Mykoflora führen kann. In diesem Sinn würde das Ausbreitungspotential der Pilze durch die Besiedlung der Insekten geschädigt und die Ansiedlung der Käfer dem Pilz zum Nachteil gereichen. Der alleinige Vorteil der Interaktion läge dann bei den die Ressource ausbeutenden Insekten, die am Pilzfruchtkörper ein geeignetes Refugium finden und hier zudem ihren Nahrungsbedarf decken. Eine weitergehende Einordnung der Pilz-Käfer-Assoziationen bietet jedoch die von BENICK (1952) geäußerte und bisher nicht näher überprüfte These, daß die pilzbesiedelnden Insekten bei der Ausbreitung der Pilzsporen eine Rolle spielen. Sollten die Insekten einen Beitrag bei der Sporenausbreitung leisten, so könnten auch die Pilze aus der Assoziation einen Vorteil erringen. Um die Frage einer durch Insekten vermittelten Pilzsporenausbreitung zu analysieren, wurden an diesem Punkt neben den Pilzarten *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* die drei weiteren Pilzarten *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* und um *Armillaria mellea* agg. hinzugezogen. Diese drei büschelig wachsende Basidome ausbildenden Pilzarten wiesen in Fruchtkörperaufsammlungen höhere Konstanzwerte in der Insektenbesiedlung auf und boten sich somit für eine allgemeine Einschätzung in der Analyse einer vektoriellen Sporenausbreitung durch basidiombesiedelnde Insekten an.

Auch zu dem Themenkomplex der insektenvermittelten Sporenausbreitung findet sich die Diskrepanz zwischen den Untersuchungen von Tier-Pflanzen-Interaktionen gegenüber den Tier-Pilz-Interaktionen wieder. Während die als Zoochorie bezeichnete Ausbreitung von Pflanzensamen durch Tiere auf breiterer Basis erörtert wird (z.B. HOWE, 1986; JANSON, 1983; SORENSEN, 1986) und mit dem naturschutzfachlichen Hintergrund bezüglich des Ausbreitungspotentials von Pflanzen aktuell diskutiert und vorangetrieben wird (BONN & POSCHLOD 1998), wurde den Tier-Kryptogamen-Interaktionen und explizit den Tier-Pilz-Interaktionen nur sehr vereinzelt Beachtung geschenkt. So wurde diesem Aspekt in der Hauptsache bei phytopathogenen Pilzen (u.a. Crowe, 1963; HARDY, 1988; ITO *et al.*, 1979; JENNERSTEN, 1982; KOHLMAYER & KOHLMAYER, 1974; STARMER *et al.*, 1991) und verstärkt in der Assoziation zwischen Borkenkäfern und Pilzen (BATRA, 1963; BERRYMAN, 1989; WEBBER & GIBBS, 1989) Aufmerksamkeit zuteil. Zwar stellt TUNO (1998) bei Arten der Gattung *Dictyophora*, Pilzen aus der Familie der Phallaceae, die Bedeutung der sich an der Gleba einstellenden Dipteren bei der Sporenausbreitung heraus, es fehlen jedoch weiterhin Betrachtungen, die diesen Sachverhalt auch bei den aktiv Sporen abschleudernden Pilzarten mit ephemeren Basidiomen untersuchen. Diese Forschungslücke verwundert insbesondere,

da agaricoide Pilze als Mykorrhizabildner, (z.B. die Gattungen *Tricholoma*, *Cortinarius*), als Holz- und Streuzersetzer (z.B. Gattungen *Hypholoma*, *Marasmius*, *Mycena*, *Psathyrella*), als Baumparasiten (z.B. Gattung *Pholiota*) und sogar als aggressive Baumpathogene (*Armillaria mellea* agg.) von wesentlicher Bedeutung für die Stoffkreisläufe in Waldökosystemen sind. Im Falle von *Armillaria mellea* agg. kommt zudem auch eine nicht zu unterschätzende wirtschaftliche Relevanz hinzu. Zur Beurteilung der ökologischen Eigenheiten der Käfer-Pilz-Systeme wurde in der vorliegenden Studie der Frage nachgegangen, welches Potential den basidiombesiedelnden Insekten als Vektoren von Pilzsporen zukommen kann und ob die fruchtkörperbesiedelnden Insekten neben der Windverbreitung eine weitere Ausbreitungstrategie der Pilze darstellen können.

Das Ziel der vorliegenden Studie ist somit eine erstmalige Integration verschiedenster Untersuchungsansätze zur Gesamterfassung des Interaktionssystems zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen. Die Mechanismen und Anpassungen der Käfer an das ephemere Mikrohabitat des Pilzfruchtkörpers werden beschrieben und es erfolgt ein Versuch einer ökologischen Charakterisierung der Käfer-Pilz-Interaktionssysteme. Anhand der eingehenden Analyse der in dieser Studie vorgestellten Käfer-Pilz-Assoziationen soll die Komplexität der bereits im Mikroökosystem auftretenden Interaktionsstrukturen verdeutlicht werden. Weiterhin werden die Interaktionselemente in ihrer Plastizität beleuchtet, da diese als ein wertvolles Element bei der beständigen Etablierung der Assoziation angesehen wird. Mit der detaillierten Darstellung der Interaktionsmechanismen soll auch die Anregung verbunden sein, die oftmals auf den ersten Blick verborgenen Wechselbeziehungen in einem Ökosystem eingehender zu studieren, ehe, wie im Fall der Redundanzhypothese von LAWTON und BROWN (1993), die funktionelle Bedeutung von Arten in Ökosystemen allzu vereinfachend beurteilt wird. Mit der Analyse der Interaktionselemente der untersuchten Käfer-Pilz-Systeme wird ein außergewöhnliches Mikroökosystem des übergeordneten Ökosystems „Wald“ vorgestellt.

2 Material und Methode

Die vorliegende Studie hat die Zielsetzung, mit dem Interaktionssystem zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen ein bisher kaum beachtetes und häufig übersehenes Mikroökosystem eingehend zu analysieren. Hierzu gilt es, die Voraussetzungen, die Wirkungen und die Folgen der Insektenansiedlung an den Basidiomen der agaricoiden Pilze zu erfassen, um zu einer ökologischen Einordnung des Interaktionssystems zu kommen. Innerhalb der Vielzahl der agaricoiden Pilzarten erfolgte eine weitgehende Beschränkung der Untersuchungen auf die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*, die in den heimischen Buchenwäldern unter günstigen Bedingungen in hoher Zahl fruktifizieren können und darüber hinaus häufig von Käfern besiedelt werden (siehe BENICK, 1952; HENNEBERG, 1996; SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948).

Die Studie gliedert sich hinsichtlich ihrer Untersuchungsschwerpunkte in vier Abschnitte. Nach der anfänglichen Vorstellung der Untersuchungsgebiete und der ausgewählten Pilzarten werden im ersten Abschnitt anhand von Fruchtkörperaufsammlungen und Auszählungen der an den Basidiomen vorkommenden Käfer verschiedene Einflußfaktoren beleuchtet, die bei der An- und Besiedlung der Basidiome durch die Käfer eine Rolle spielen können. Hierbei sind neben Faktoren, die den Pilzen oder den Insekten innewohnen, auch klimatische und populationsbiologische Elemente zu berücksichtigen. Im zweiten Abschnitt wird untersucht, inwieweit sich die Interaktionssysteme des Freilandes auch unter den künstlichen Bedingungen eines experimentellen Laborversuches darstellen lassen. In dem dritten Abschnitt werden anhand von Freiland- und Laborbeobachtungen verschiedene Elemente des Entwicklungszyklus von Käfern innerhalb der Insekten-Pilz-Assoziation herausgestellt. Im letzten und vierten Abschnitt wird untersucht, ob und in welcher Form den an den Fruchtkörpern siedelnden Insekten bei der Ausbreitung von Pilzsporen eine Bedeutung zukommt. Die Darstellung der Untersuchungsmethoden erfolgt analog der dargestellten Reihenfolge der Hauptzielsetzungen der vorliegenden Studie.

Der Untersuchungszeitraum für die Begehungen der Untersuchungsgebiete und der Durchführung der Freilandarbeiten umfaßt die Zeitspanne von Juni 1997 bis November 1999. Die für die experimentellen Laboruntersuchungen notwendigen Aufsammlungen der Pilzfruchtkörper und Pilzkäfer erfolgte zudem von Mai bis August 2000.

2.1 Untersuchungsgebiete

Zur Untersuchung der Strukturen der Interaktionssysteme zwischen den Insekten und den agaricoiden Pilze mußten Fruchtkörperaufsammlungen der entsprechenden Pilzarten durchgeführt werden. Um das Studium der Interaktionsstrukturen auf eine breite räumliche Grundlage zu stellen, wurden die Aufsammlungen der Basidiome in Deutschland im Bundesland Hessen in drei Waldgebieten durchgeführt, die sich in ihren Strukturen

voneinander unterscheiden. Bei den Waldgebieten handelt es sich auf der einen Seite um einen Wirtschaftswald mit entsprechender forstwirtschaftlicher Nutzung. Auf der anderen Seite stehen zwei Waldgebiete, die, da sie seit 1989 als Naturwaldreservate ausgewiesen worden sind, als Totalreservate von jeglichen Nutzungseinflüssen ausgenommen sind. Die Untersuchungsfläche des Wirtschaftswaldes wird in dieser Arbeit mit dem Namen „Lahnberge“ bezeichnet. Die beiden Naturwaldreservate mit den in ALTHOFF *et al.* (1991) angegebenen Reservatbezeichnungen „Niddahänge östlich Rudingshain“ und „Schönbuche“ werden hier kurz mit den Bezeichnungen „Niddahänge“ und „Schönbuche“ benannt. In Abbildung 2 ist in der Übersichtskarte der Naturwaldreservate in Hessen (ALTHOFF *et al.*, 1991) die Lage der zwei in dieser Studie berücksichtigten Naturwaldreservate Niddahänge und Schönbuche mit roten Pfeilen markiert. Die Lage des Wirtschaftswaldgebietes Lahnberge wurde mit dem neu hinzugefügten roten Punkt gekennzeichnet.

Um einen Einblick in die drei Untersuchungsflächen der Freilandstudien zu geben, werden die drei Waldgebiete nachfolgend mit einer Kurzcharakteristik vorgestellt.

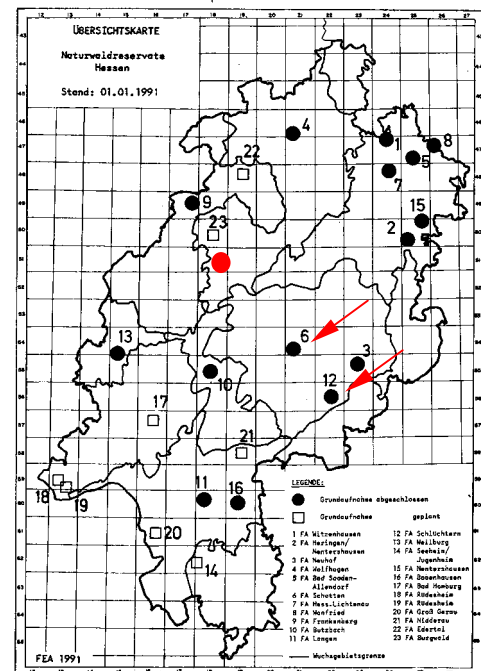


Abbildung 2: Übersicht über die Lage der drei in der Untersuchung berücksichtigten Waldgebiete. Die Naturwaldreservate Niddahänge (6) und Schönbuche (12) sind mit Pfeilen markiert. Das Waldgebiet Lahnberge durch einen roten Punkt herausgehoben. (verändert nach ALTHOFF *et al.*, 1991).

2.1.1 Der Wirtschaftswald Lahnberge (TK25: 5118)

Als Wirtschaftswald Lahnberge wird die Untersuchungsfläche des Waldgebietes bezeichnet, das westlich der Stadt Marburg an der Lahn am Hangrücken der in Nord-Süd Richtung verlaufenden Bergkette, der sogenannten Lahnberge, liegt. Der in diese Untersuchung einbezogene Teil des Waldgebietes liegt wiederum östlich des Universitätsgeländes Lahnberge der Philipps-Universität zwischen dem Botanischen Garten und dem Komplex des Mehrzweckgebäudes und den Gebäuden des Fachbereiches Chemie. Die östlichen Grenzen spiegelt der an die Feldgemarkungen der Ortschaft Bauerbach grenzende Waldrand wider. Bis auf eine Ausnahme wurden sämtliche Fruchtkörperaufsammlungen des Waldgebietes Lahnberge in diesem beschriebenen Teil des am Osthang der Bergkette liegenden Wirtschaftswaldes vorgenommen. Lediglich die Aufsammlungen von Basidiomen der Pilzart *Armillaria mellea* agg. (Vahl: Fr.) Karst. wurden am gegenüberliegenden Westhang in einer mit Fichten (*Picea abies* (L.) H. Karsten) bestockten Parzelle durchgeführt. Das in Abbildung 3 eingetragene Rechteck veranschaulicht die Lage der Untersuchungsfläche Lahnberge in einem Kartenausschnitt der

topographischen Karte TK25, 5118. Die Gauß-Krüger-Koordinaten mit dem Rechtswert 34⁸⁷ und dem Hochwerten 56³⁰ einen Punkt auf der südlichen Grenze der ungefähr 47 ha große Untersuchungsfläche Lahnberge.

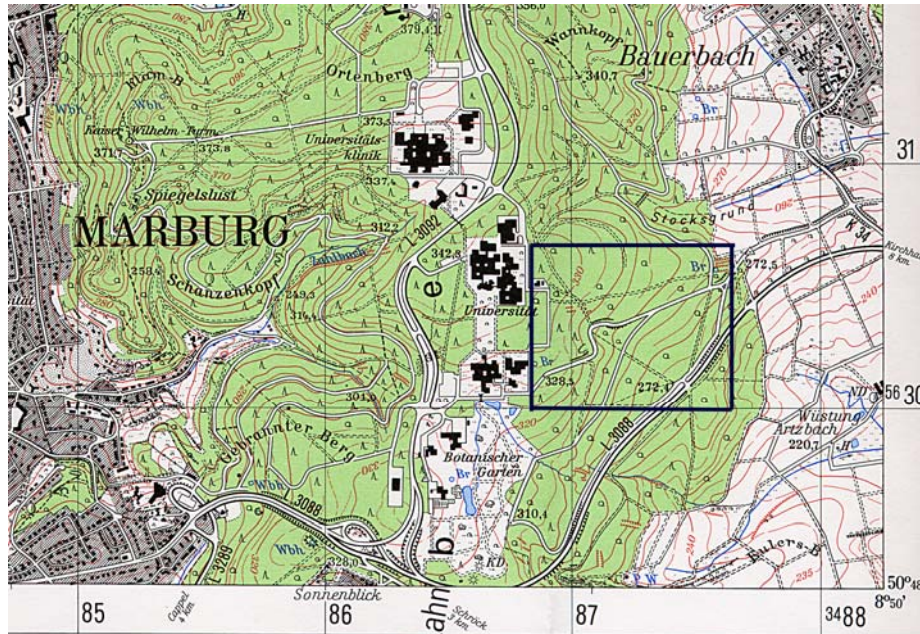


Abbildung 3: Lage des Untersuchungsgebietes Lahnberge (schwarzer Kasten) in einem Ausschnitt der TK25: 5118 (Wiedergabe nicht maßstabsgerecht).

Das Waldgebiet liegt in einer Höhe von 280 - 330m ü. NN und weist in der Bestockung als Hauptbaumart die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) auf, in die Trupps oder vereinzelt stehende Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), Fichten und einzelne Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) einstreuen. Die armen und sauren Böden, die sich auf dem silikatreichen, jedoch an Mineralien armen Buntsandstein, der die Lahnberge als geologischer Untergrund aufbaut, gründen, sind aufgrund der zur Hauptwindrichtung gelegenen Windschattenseite des Osthangs durch angewehrte Lößablagerungen der quartären Vereisungszeiten aufgewertet. Auf der Untersuchungsfläche finden sich Böden, die nach der BODENKARTE VON HESSEN 1:50.000 MIT ERLÄUTERUNGEN (Entwurf) (2002) als Kolluviole mit Pseudogley-Kolluviole und Parabraunerden aus Löß angegeben sind. Die Zersetzung der anfallenden Laubstreu erfolgt unter den Bedingungen der Bodentypen langsam, so daß nach der anhand der BODENKUNDLICHEN KARTIERANLEITUNG (1982) vorgenommenen Bestimmung im Hauptteil der Waldfläche eine Humusformengruppe des Moders zu verzeichnen ist. Im Herbst findet sich in den Leeflächen von Senken oder Rinnen mächtige, zum Teil bis zu 20 bis 40cm hoch zusammengewehrte Laubstreu.

Die in dem Untersuchungszeitraum anhand von fruktifizierenden boletoiden und agaricoiden Basidiomen beurteilte Pilzflora weist ein reiches Artenspektrum mit einem hohen Fruktifikationspotential von Pilzarten mit breiter ökologischer Amplitude auf. Dies konnte in eindrucksvoller Weise im feuchtnassen Herbst 1998 beobachtet werden. Neben den allgemein verbreiteten Streuzersetzern und eher kleinen Arten wie *Collybia butyracea* (Bull.:

Fr.) Quél., *Collybia dryophila* (Bull.: Fr.) Kumm. und Arten der Gattungen *Clitocybe* und *Mycena*, fanden sich mit hoher Konstanz und in hoher Zahl Basidiome weiterer euryöker Arten wie *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr., *Russula ochroleuca* (Pers.) Fr., *Amanita rubescens* (Pers.: Fr.) Gray, *Lepista nebularis* (Batsch: Fr.) Kumm., *Lepista nuda* (Bull.: Fr.) Cooke, *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél., *Xerocomus badius* (Fr.: Fr.) Gilb., *Boletus erythropus* (Fr.: Fr.) Pers., *Pluteus cervinus* (Schaeff.) Kumm. und *Megacollybia platyphylla*.

2.1.2 Die Naturwaldreservate Niddahänge und Schönbuche

Bei den zwei weiteren Waldgebieten handelt es sich um Naturwaldreservate, die als Totalschutzgebiete auf Empfehlung des Ausschusses für Landwirtschaft und Forsten vom Hessischen Landtag im September 1988 ausgewiesen wurden. Zur erleichterten Orientierung im Feld und für die wissenschaftlichen Begleituntersuchungen wurden die Naturwaldreservate mit Quadranten von 100x100 Metern Kantenlänge eingemessen. Die Eckpunkte der Quadranten sind im Feld durch in den Boden eingelassene Metallstäbe mit aufgesetzten Plastikhauben dauerhaft vermarkt. In dem Schriftstück von ALTHOFF *et al.* (1991) „Naturwaldreservate in Hessen - Ein Überblick“ werden neben weiteren hessischen Naturwaldreservaten auch die Reservate Niddahänge und Schönbuche vorgestellt. Für die hier folgende Kurzcharakteristik der beiden Untersuchungsgebiete Niddahänge und Schönbuche wird, die Pilzfunde und Klimadaten ausgenommen, auf die Angaben dieser Arbeit zurückgegriffen.

2.1.2.1 Das Naturwaldreservat Niddahänge (TK25: 5421)

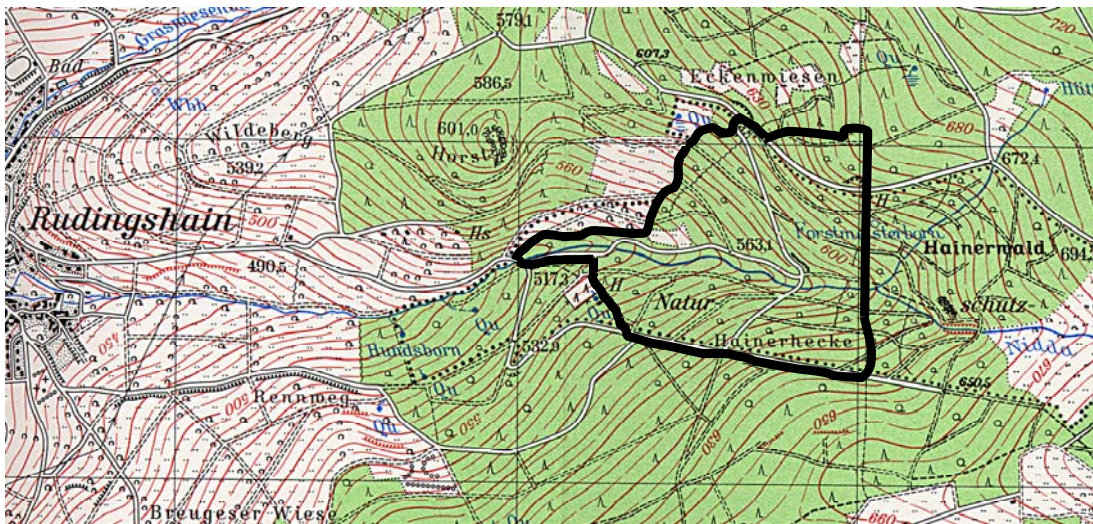


Abbildung 4: Lage des Naturwaldreservates Niddahänge (schwarz umrandet) in einem Ausschnitt der TK25: 5421 (Wiedergabe nicht maßstabsgerecht).

Das 42 Hektar große Naturwaldreservat liegt im Oberwald des Vogelsberges an den Hängen zu beiden Seiten des Oberlaufes der Nidda, deren Quelle etwa 2,5 Kilometer in nordöstlicher Richtung aufwärts des Gerinnes liegt. In der Abbildung 4 wird in einem Kartenausschnitt (TK25: 5421) die Lage des Naturwaldreservates Niddahänge dokumentiert.

Die Gauß-Krüger-Koordinaten zeigen mit dem Rechtswert 35¹⁵ und dem Hochwert 55⁹⁹ einen nordwestlichen Randpunkt des Totalreservates. Der Vogelsberg weist als tertiäres Relikt eines Vulkanschlotes das größte Vorkommen von Basalt in Deutschland auf. Aufgrund der bims- und lößlehmbeeinflussten Decksedimente über dem Basisschutt des tertiären Basalts sind im Naturwaldreservat Bodentypen der Braunerden und Parabraunerden verzeichnet. Der Mineralienreichtum dieser dem Basalt entstammenden und Lößlehm beeinflussten Böden läßt eine ausgeprägte Zersetzung durch Mikroorganismen zu und dementsprechend wird die anfallende Bodenstreu rasch abgebaut, so daß hier die Humusformgruppen des Mulls vorzufinden sind.

Das Naturwaldreservat, das ungefähr sechs Kilometer in ost-nordöstlicher Richtung von der Ortschaft Schotten entfernt liegt, besitzt als Waldgesellschaft einen Zahnwurz-Buchenwald. In den vernäßten Bereichen des durch das Naturwaldreservat ziehenden Gerinnes der Nidda sind in kleinen Flächen auch Waldgesellschaften des Erlen-Sumpfwaldes und des Hainmieren-Eschenwaldes eingegliedert. Als Baumarten spielt in dem in einer Höhenlage zwischen 530 und 690m ü. NN liegendem Naturwaldreservat die Rotbuche die dominierende Rolle. Daneben tritt auch der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.) und in den vernäßten Bereichen der Uferläufe der Nidda sowie in den kleinere Quellflurbereichen des nach Süden exponierten Hanges die Esche (*Fraxinus excelsior* L.) auf. In den lückigeren Buchenbeständen des nördlich exponierten Hanges ist in Naturverjüngung auf größerer Fläche der Bergahorn zu finden, der sich hier in der Strauchschicht mit schwarzem und rotem Holunder (*Sambucus nigra* L. und *Sambucus racemosa* L.) mischt.

Die im Untersuchungszeitraum vorgenommenen Begehungen zeigen ein reiches Artenspektrum der boletoiden und agaricoiden Großpilze in diesem Naturwaldreservat. Diese Vielfalt spiegelte sich jedoch vielfach nur anhand von wenigen Einzelfunde der entsprechenden Arten wider. Allerdings waren im Herbst Pilzarten mit kleineren Basidiomen wie beispielsweise die Streuzersetzer *Collybia confluens* (Pers.: Fr.) Kumm., *Collybia peronata* (Bolt.: Fr.) Sing., *Mycena crocata* (Schröd.: Fr.) Kumm. oder *Mycena sanguinolenta* (Alb. & Schw.: Fr.) Kumm. mit hohen Basidiomzahlen repräsentiert. Aufgrund des auffällig höheren Totholzanteils, der sich in den Naturwaldreservaten einstellt, wiesen überdies Totholzabbauer wie beispielsweise *Psathyrella piluliformis* (Bull.: Fr.) P. Ort., *Hypholoma fasciculare* (Fr.) Quél. oder *Hypholoma sublateritium* (Huds.: Fr.) Kumm. ein höheres Fruchtkörpervorkommen auf. Ferner konnten insbesondere die Basidiome der Pilzarten *Marasmius alliaceus*, *Megacollybia platyphylla*, *Pluteus cervinus*, *Russula violeipes* Quél. und *Strobilomyces strobilaceus* (Scop.: Fr.) Berk. in größerer Anzahl gefunden werden.

Hypholoma sublateralium, *Marasmius alliaceus*, *Megacollybia platyphylla* und die Ektomykorrhizabildner *Amanita rubescens* und *Russula lepida* (Fr.) Fr.

2.1.3 Tabellarische Übersicht der drei Waldstandorte

Tabelle 1: Tabellarische Kurzcharakteristik der drei in der Untersuchung berücksichtigten Waldgebiete Lahnberge, Niddahänge und Schönbuche. RW: Rechtswert, HW: Hochwert, k.A.: keine Angaben, # Angaben aus ALTHOFF *et al.* (1991), * Angaben aus PREUß (1990), 181m, Aufzeichnungen 1971-1980. ** Angaben aus HÖCKE *et al.* (1996), Station Ulrichstein, 555m, Beobachtungsperiode Deutscher Wetterdienst 1891-1955. *** Angaben aus KEITEL *et al.* (1997), Station Hosenfeld, 380m, Beobachtungsperiode Deutscher Wetterdienst 1891-1955.

	Wirtschaftswald	Naturwaldreservat	
Waldgebiet/ Untersuchungsfläche	Lahnberge	Niddahänge	Schönbuche
Topographische Karte (TK 25)	5118	5421	5523
Gauß-Krüger-Koordinaten	RW 34 ⁸⁷ HW 56 ³⁰	RW 35 ¹⁵ HW 55 ⁹⁹	RW 35 ³⁸ HW 55 ⁹⁴
Lage (Deutschland/ Hessen)	3km westlich von Marburg an der Lahn	Vogelsberg, 6km ost-nordöstlich von Schotten	3,5km west-nordwestlich von Neuhof
Höhenlage [m ü. NN]	280 - 330	530 – 690 #	430 – 455 #
Größe [ha]	47,0	42,0 #	27,9 #
Waldgesellschaft	submontaner Hainsimsen-Traubeneichen-Buchenwald	montaner Zahnwurz-Buchenwald #	submontaner Hainsimsen-Traubeneichen-Buchenwald #
Geologische Untergrund	Buntsandstein	Basalt	Buntsandstein
Jahresmittel			
Niederschläge	679mm*	1043mm**	716mm***
Temperatur	9,1°C*	6,5°C**	7,0°C***
Mai - September			
Niederschläge	k.A.	447mm**	326mm***
Temperatur	k.A.	13,0°C**	13,8°C***
Humusformengruppe	Moder	Mull	Moder

Die drei in die Untersuchung einfließenden Waldgebiete sind zur besseren vergleichenden Übersicht an dieser Stelle nochmals in Tabelle 1 zusammengefaßt wiedergegeben. Die Standortangaben zu den zwei Naturwaldreservate erfolgten nach ALTHOFF *et al.* (1991) und KEITEL *et al.* (1997).

2.2 Die untersuchten Pilzarten

Für die eingehende Analyse der Käfer-Pilz-Interaktionen wurden die Fruchtkörper der beiden zumeist gesellig fruktifizierenden Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* herangezogen. Infolge der zumeist bei diesen Pilzarten geselligen Fruktifikation bilden sich lokale Zentren mit einem erhöhten Aufkommen von entsprechenden Basidiomen. Diese lokalen Fruktifikationszentren werden hier als Fruktifikationscluster bezeichnet. Die Fruchtkörper der Pilze sind in den Abbildungen 6 und 7 dargestellt. Beide Pilzarten gehören



Abbildung 6: Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in der Bodenstreu im Wirtschaftswald Lahnberge. Teilstrich 4cm.



Abbildung 7: Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* an einem stark vermorschten, mit Moos bewachsenen Rotbuchenast im Naturwaldreservat Schönbuche. Teilstrich 4cm.

zur Familie der Tricholomataceae und besiedeln bevorzugt morsche, am Boden liegende Äste der Rotbuche. Für die Untersuchung des Aspektes der vektoriellen Pilzsporenausbreitung durch die basidiombesiedelnden Insekten wurde das Pilzartenspektrum zudem auf die büschelig fruktifizierenden Arten *Pholiota aurivella* (Batsch:



Abbildung 8: Fruchtkörper von *Pholiota aurivella* an einer geworfenen Rotbuche (*Fagus sylvatica*) im Naturwaldreservat Schönbuche. Teilstrich 10cm.



Abbildung 9: Fruchtkörper von *Pholiota squarrosa* am Stammanlauf einer lebenden Esche (*Fraxinus excelsior*) im Naturwaldreservat Niddahänge. Teilstrich 10cm.



Abbildung 10: Fruchtkörper von *Armillaria mellea* agg. an einem Baumstubben (*Picea abies*?) im Naturwaldreservat Niddahänge. Teilstrich 10cm.

Fr.) Kumm., *Pholiota squarrosa* (Pers.: Fr.) Kumm. und *Armillaria mellea* agg. ausgedehnt. Die Basidiome dieser Pilzarten sind in den Abbildungen 8 bis 10 gezeigt. Die an Laub- und auch an Nadelbäumen parasitierenden *Pholiota*-Arten gehören zur Familie der Strophariaceae. *Armillaria mellea* agg. wird in die Familie der Tricholomataceae gestellt. Der Pilz ist ein aggressives Baumpathogen, das von großer forstwirtschaftlicher Bedeutung ist, da er

lebende Bäume befällt, sie abtötet und am Totholz weiter existiert.

2.3 Methodik der Fruchtkörperaufsammlungen

Nachfolgend wird zunächst allgemein die Vorgehensweise bei der Aufsammlung der Fruchtkörper ausgeführt. Anschließend wird diese für die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* und für *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. spezifiziert.

Die Waldgebiete wurden zu geeignet erscheinenden Zeitpunkten aufgesucht. Da feuchtwarme Witterung eine entscheidende Grundvoraussetzung für die Fruktifikation der Pilze darstellt, wurden entsprechende Klimabedingungen, aber auch insbesondere im Sommer stärkere Gewitterregenfälle als Zeitgeberfunktion für die Durchführung von den Exkursionen herangezogen. Neben dem aktuellen Witterungsgeschehen wurde auch die beständig beobachtete Pilzfruktifikation in den Waldgebieten der Marburger Umgebung zur orientierenden Einschätzung des Potentials der Pilzfruktifikation in den Naturwaldreservaten benutzt. Für die beiden entfernt liegenden Naturwaldreservate Niddahänge und Schönbuche wurde zudem eine Beurteilung des Witterungsgeschehens auch anhand von aktuellen Internetwetterdaten (<http://wetter.msn.de>) durchgeführt (für eine Übersicht der durchgeführten Begehungen siehe Kapitel Ergebnisse unter Punkt 3.2, Tabelle 12).

Bei den Exkursionen wurden die abiotischen Parameter Außentemperatur, Windbewegung und Regen gemessen oder in Kategoriestufen eingeschätzt. Die Temperaturmessung erfolgte zum Ende der Exkursionen mittels eines einfachen Alkoholthermometer, das in einer Höhe von 1,5m über dem Boden im Schattenbereich aufgehängt wurde. Windbewegungen und Regenereignisse wurden in Kategorieeinheiten unterteilt. Die Kategorisierung der Windgeschwindigkeiten folgte der Beaufort-Skala der Auswirkungen des Windes im Binnenland (z.B. HÄCKEL, 1999; ROTH, 1994). Die Regenereignisse wurden in eine vierstufige Skala unterteilt. Die einzelnen Kategoriestufen sind in Tabelle 2 gezeigt.

Tabelle 2: Vierstufige Regenkategorien zur Klassifizierung der Regenereignisse bei der Begehung der Waldgebiete.

Regenkategorie	0	1	2	3
Regenereignis	kein Regen	Nieselregen, länger anhaltend	Schauer	Starkregen, anhaltend

Die Aufsammlung der Fruchtkörper erfolgte, indem die Basidiome am unteren Stielbereich geößt und vom Bodenmyzel gelöst wurden. In einem Nebenaspekt wurde neben den fünf Pilzarten immer wieder nach dem Zufallsprinzip Fruchtkörper weiterer Pilzarten aufgesammelt und nach einer Käferbesiedlung untersucht. Das Augenmerk lag hierbei insbesondere auf den Käfern aus der Gattung *Gyrophæna*. Eine detaillierte Auswertung der Funde, wie sie bei den *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen durchgeführt wurde, erfolgte jedoch nicht. Vielmehr wurde hier lediglich anhand der Basidiomfunde und des Vorkommens der Käfer eine allgemeine Abschätzung zur Spezifität

der *Gyrophæna*-Pilz-Interaktion vorgenommen. (siehe Kapitel Ergebnisse, Punkt 3.5.5, Tabelle 54). Damit die am Basidiom befindlichen Käfer nicht entflohen, wurden die Fruchtkörper sofort gedreht und vorsichtig in bereitgehaltene Plastiktüten (Fassungsvermögen 3l) gegeben. Am Stiel anhaftende Laub- oder Bodenpartikel wurden entfernt und der Fruchtkörper anschließend vollends in die Plastiktüte gelegt. Die Tüten wurden sorgfältig verschlossen, so daß die winzigen Insekten nicht entschlüpfen konnten. Dann wurde die Probe mit einer Kennnummer versehen, die den Sammlungstag und lokalen Sammlungsort spezifizierte. Zur Einschränkung der Insektenaktivitäten und des Fäulnisprozesses der Basidiome wurden die Tüten in Kühlboxen transportiert. Im Labor wurden die Fruchtkörper, sofern sie nicht direkt nach der Sammlung ausgewertet werden konnten, in einem Kühlraum bei 4°C in den Kühlboxen gelagert. Alle Basidiome wurden spätestens innerhalb von 24 Stunden nach der Aufsammlung untersucht.

2.3.1 Fruchtkörperaufsammlungen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

Um die Insekten-Pilz-Assoziationen in ihren Interaktionselementen eingehend zu beleuchten, erfolgte eine weitgehende Einschränkung der Untersuchung auf ausgewählte Organismen. BENICK (1952), RUSCH (1990) und SCHEERPELTZ & HÖFLER (1948) weisen in ihren Arbeiten auf eine individuenreiche und häufige Besiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* mit Staphyliniden hin. Innerhalb dieser artenreichen Käferfamilie nahmen die Arten der Gattung *Gyrophæna* eine dominierende Rolle ein. Diese Befunde und erste Untersuchungen von HENNEBERG (1996) deuteten daraufhin, daß die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zusammen mit den an den Basidiomen der Pilze siedelnden *Gyrophæna* spp. geeignete Untersuchungsobjekte zur eingehenden Analyse der zwischen Insekten und Pilzen auftretenden Interaktionsstrukturen darstellen könnten.

In etlichen Begehungen wurden (hauptsächlich) Basidiome der beiden Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in den drei beschriebenen Waldgebieten gesucht und aufgesammelt. Die Begehungen der Untersuchungsgebiete zur Sammlung der Basidiome verlief entlang eines festen Streckenmusters. Die Aufsammlung der Fruchtkörper erfolgte zufällig, d.h., in den Waldgebieten wurden Basidiome unabhängig von ihrem Zustand eingesammelt. So gelangten in das Untersuchungsmaterial völlig unterschiedlich entwickelte Fruchtkörper und sowohl von Insekten besiedelte Positiv- als auch unbesiedelte Negativproben.

Im Naturwaldreservat Schönbusche wurde im Jahr 1998 an Standorten, in denen Fruchtkörpercluster von *Megacollybia platyphylla* zu finden waren, 12 Dauerbeobachtungsflächen eingerichtet. Dabei entsprach die Dauerbeobachtungsfläche einer Kreisfläche mit einem Durchmesser von zehn Metern. Den Mittelpunkt der Kreisfläche bildete ein zum Zeitpunkt der Ausweisung zentral stehendes Basidiom innerhalb des Fruchtkörperclusters. Neben der Entnahme von Proben dienten die Dauerbeobachtungsflächen zur Einschätzung der Kontinuität der Fruchtkörperbildung und

somit auch zur Einschätzung über die Verfügbarkeit der Basidiome als Mikrohabitate für die Käfer innerhalb eines längeren Zeitraums von 3 Jahren. Bei jeder Begehung wurden diese Flächen aufgesucht und das Fruktifikationsverhalten der Pilze kontrolliert. In der im Anhang in Abbildung A4 dargestellten Übersichtskarte des Naturwaldreservates Schönbuche ist in einer Ausschnittsvergrößerung (Abbildung A5) die Lage der 12 Dauerbeobachtungsflächen mit Punkten und Kennziffern in den entsprechenden 100x100m Quadranten verzeichnet. Die Mittelpunkte dieser Dauerbeobachtungsflächen wurden anhand von 35cm langen in den Boden getriebenen Holzpflöcken vermarkt. Zum erleichterten Wiederauffinden der Flächen wurde ein in der Nähe stehender Baum mit einem Band markiert, das auch die Nummer der Probefläche trug. Die 12 Dauerbeobachtungsflächen wurden bis Juli 2000 bei den Begehungen des Naturwaldreservates Schönbuche auf Pilzfruktifikation von *Megacollybia platyphylla* überprüft.

2.3.2 Fruchtkörperaufsammlungen von *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg.

Zum Vergleich der Fruktifikationsstetigkeit der in der vorliegenden Arbeit im Mittelpunkt der Untersuchungen stehenden Modellorganismen *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit anderen Pilzarten wurden die Naturwaldreservate Niddahänge und Schönbuche beständig flächenhaft abgelaufen und nach Fruchtkörpern von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* abgesucht. Die nachfolgend angeführten Dauerbeobachtungsorte der beiden *Pholiota*-Arten wurden bei den Begehungen regelmäßig auf Pilzfruktifikation überprüft. In den Niddahängen wurde ein Fruktifikationsstandort von *Pholiota aurivella* und zwei von *Pholiota squarrosa* vorgefunden. Im Naturwaldreservat Schönbuche waren insgesamt drei Fruktifikationsstandorte von *Pholiota aurivella* zu verzeichnen. In den Jahren 1997 und 1998 wurden in den Niddahängen zwei Dauerbeobachtungsorte für *Pholiota squarrosa* und einer für *Pholiota aurivella* eingerichtet. Im Waldgebiet Schönbuche wurden im Jahr 1998 drei Dauerbeobachtungsorte für *Pholiota aurivella* ausgewiesen. Die Beobachtungen zur Fruktifikationsstetigkeit von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* erfolgte bis Ende 2000.

Zur vergleichenden Einschätzung des möglichen Sporenausbreitungspotentials durch die basidiombesiedelnden Käferarten, wurden als weitere Referenzproben auch Fruchtkörper von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. gesammelt und nach hier lebenden Insekten abgesucht. Die Basidiome von *Armillaria mellea* agg. wurden ohne nähere lokale Kennzeichnung in allen drei Waldgebieten eingesammelt.

2.4 Methodik der Insektenabsammlungen und Klassifizierung der Fruchtkörper

Da bislang kein hinreichend standardisiertes Verfahren für die Ermittlung der Insektenfauna an agaricoiden Pilzen beschrieben wurde, mußte eine geeignete Methode zur Erfassung der die Basidiome besiedelnden Insekten gesucht werden. Um eine schwer

einschätzbare Einflußnahme auf die Synusien zu vermeiden und eine Beschädigung der Fruchtkörpercluster zu umgehen, wurden zunächst der Versuch unternommen, die Insekten durch Beklopfen der Fruchtkörperhüte aus den Lamellen der Pilze auszutreiben. Bei Anwendung dieser Methode reagierten die Käfer mit Fluchtverhalten und ließen sich aus den Lamellen heraus zu Boden fallen. Nun wurden die Insekten mit einem Kleinexhaustor von einem vorher um den Fruchtkörperstiel ausgelegten weißen Tuch aufgesaugt. Unter der Zuhilfenahme eines feinen Pinsels, der vorsichtig durch die Lamellen geschoben wurde und unter Anwendung eines Spiegels wurde zuletzt der Erfolg des Ausklopfens der Käfer kontrolliert. Die aufgesaugten Käfer wurden im Freiland über Essigether abgetötet und in etikettierte Schnappdeckelgläser mit Scheerpeltz-Lösung (siehe hierzu Tabelle 3) überführt. Da jedoch mit dieser langwierigen Methode trotz vorsichtiger Behandlung eine Schädigung der Fruchtkörper nicht zu vermeiden war, wurde nach einigen Probeentnahmen doch das Verfahren der vollständigen Aufsammlung der Basidiome vorgenommen.

Direkte Sonneneinstrahlung und die Raumtemperatur im Labor regen das Flugverhalten der Käfer an. Deswegen wurden die Plastiktüten mit den gesammelten Fruchtkörpern einzeln erst unmittelbar vor der Absammlung der Käfer aus der Kühlbox entnommen und in eine beschattete, weiße Plastikwanne gegeben. Die Fruchtkörper wurden sorgfältig ausgeklopft und die in die Wanne hineinfallenden Käfer mit einem Kleinexhaustor aufgesaugt. Zusätzlich wurden die Lamellen mittels eines Pinsels und vor einer Lichtquelle in der Hutsdurchsicht auf eventuell noch zwischen den Lamellen verbliebene Tiere kontrolliert.

Die im Labor aufgesaugten Käfer wurden mittels Essigether rasch abgetötet und anschließend in Schnappdeckelgläser (5ml) mit Scheerpeltzlösung gegeben. Die Scheerpeltzlösung besitzt neben der konservierenden Wirkung eine quellende Eigenschaft, die die spätere, zur Bestimmung der Tiere zumeist unerläßliche Genitalpräparation erleichtert. Es wurde eine gering modifizierte Scheerpeltzlösung nach (SCHEERPELTZ, 1936) eingesetzt, die sich aus den in Tabelle 3 wiedergegebenen Chemikalien zusammensetzt. Individuen der Insektenordnungen Diptera und Collembola wurden nach der Abtötung über CO₂ oder Essigether in vergälltem Alkohol (70%) konserviert. Jedem Pilzfruchtkörper wurden die entsprechenden zugehörigen Schnappdeckelgläser anhand einer Kennnummer zugeordnet. Die konservierten Insekten wurden in den Wintermonaten auf ihre Artzugehörigkeit bestimmt und getrennt nach ihrem Geschlecht ausgezählt. Die gewonnenen Daten wurden in einer Datenbank mit dem Programm Access (MICROSOFT) verwaltet.

Tabelle 3: Bestandteile der eingesetzten Konservierungs- und Quellflüssigkeit (Scheerpeltzlösung). Linke Spalte modifizierte verwendete Scheerpeltzlösung; rechte Spalte Originalquellflüssigkeit (SCHEERPELTZ, 1936); * geringfügige Modifizierungen gegenüber der Originalquellflüssigkeit. mod.: modifiziert.

eingesetzte mod. Scheerpeltzlösung 1l		Quellflüssigkeit (SCHEERPELTZ, 1936)	
vergälltes Ethanol (96%)*	650ml	Alcohol absolut.	65%
Aqua demin.*	300ml	Aqua dest.	30%
Eisessig	50ml	Acid. Acet. concentr. (Eisessig, reine Essigsäure)	5%

Um der Frage nachzugehen, ob einzelne Fruchtkörperfaktoren die Besiedlung der Basidiome durch die Insekten beeinflussen, wurden verschiedene Strukturelemente der aufgesammelten Basidiome vermessen und klassifiziert.

Als metrische Größen wurden das Frischgewicht und die Hutfläche der Basidiome ermittelt. Diese Größen wurden in dem Meßverfahren jeweils auf ein halbes Gramm oder auf einen halben Zentimeter gerundet. Gewichtsmessungen, die Werte von 0,3g oder weniger aufwiesen - dies war bei Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* der Fall -, wurden mit dem genauen Zehntelgramm geführt. Um die Fläche der Fruchtkörperhüte zu ermitteln, wurden der größte und der kleinste Durchmesser des Hutes festgehalten. Aus den resultierenden Radien wurde die Hutfläche des betreffenden Fruchtkörpers durch die Ellipsenformel extrapoliert (siehe hierzu Formel 1, dabei gilt: *a*: größter Hutedurchmesser, *b*: kleinster Hutedurchmesser).

$$\left(\frac{a}{2}\right) \cdot \left(\frac{b}{2}\right) \cdot \pi$$

Formel 1

Zu den ordinal skalierten Meßgrößen gehörten das Fruchtkörperalter und die festgestellte Fruchtkörperschädigung. Bei letzterer Größe wurde die äußere Schädigung der Basidiomstruktur unabhängig von der Verursachung als siebenstufige Kategorie „Schneckenfraß“ festgehalten. Die Kategoriebezeichnung „Schneckenfraß“ wurde gewählt, da die beobachteten äußeren Schädigungen der Basidiome in der Hauptsache auf Fraßschädigungen durch Schnecken zurückzuführen waren. Schädigungen der inneren Tramastrukturen von Stiel oder Hut, die hauptsächlich auf den Fraß der sich hier entwickelnden Dipterenlarven zurückzuführen waren, wurden getrennt erfaßt und mittels der ebenfalls siebenstufigen Kategorie „Dipterenlarvenfraß“ klassifiziert. Die analogen Definitionen der einzelnen Kategorien dieser beiden siebenstufigen Skalen sind Tabelle 4 zu entnehmen.

Zur ordinalen Klassifizierung des Alters der Fruchtkörper wurde eine Unterteilung in drei Kategorien herangezogen. Dabei bezeichnet die erste Alterskategorie „Aufschirmphase“ die Phase des Primordialstadiums bis zum Beginn der vollständigen Entfaltung des Fruchtkörperhutes. Die „Optimalphase“ umfaßt als zweite Alterskategorie den Zeitpunkt der vollständigen Entfaltung des Fruchtkörperhutes bis zu dem Moment, in der das Basidiom deutlich Anzeichen des nun einsetzenden Verfalls zeigt. In die dritte Kategorie, der „Verfallsphase“, wurden Basidiome einklassifiziert, welche die Optimalphase überschritten hatten und deren Basidiome jetzt verfielen. Neben dem äußeren Zustand des Fruchtkörpers wurde die Verfallsphase durch das zunehmende Verbraunen der Lamellen charakterisiert. Um die Aufschirmphase von der Optimalphase zu differenzieren, wurde bei allen Fruchtkörpern dieser zwei Stadien der Zustand der Sporenreife durch Lamellenquerschnitte lichtmikroskopisch kontrolliert. Unreife Basidien kennzeichneten die Phase der Aufschirmung, während Basidiome mit einer offenkundigen Sporenproduktion im Hymenium der Optimalphase zugeteilt wurden. Die Exkursionsdaten und alle den Zustand der einzelnen

Tabelle 4: Siebenstufige Klassifizierungsskala der Kategorien „Schneckenfraß“ und „Dipterenlarvenfraß“. Weitere Erläuterungen im Text. p. A.: geschätzter prozentualer Anteil der Schädigung eines Fruchtkörpers, KS: Kategoriestufe.

KS	Schneckenfraß/ Dipterenlarvenfraß	p. A.
0	keine Strukturschädigung	0%
1	geringe Strukturschädigung	< 5%
2	leichte Strukturschädigungen	bis 10%
3	deutliche Strukturschädigungen	bis 25%
4	starke Strukturschädigungen	bis 50%
5	sehr starke Strukturschädigungen	bis 70%
6	zerstörte Fruchtkörperstruktur	>70%

Pilzfruchtkörper betreffenden Ergebnisse wurden in Datenblättern notiert, mittels des Datenbankprogrammes (Access) verwaltet und über eine Verknüpfung mit den Daten der Insektenabsammlungen verbunden.

2.5 Methodik der Insektendetermination

Die Determination der von den Pilzfruchtkörpern abgesammelten Käfer erfolgte im Labor unter Verwendung des gesamten mitteleuropäischen Käfergruppen abhandelnden vielbändigen Spezialwerkes „Die Käfer Mitteleuropas“, das in seinem Ursprung von Freude, H., Harde, K.W. und Lohse, G.A. herausgegeben wurde. Zur exakten Artendetermination der sehr kleinen (2-3mm) und schwer bestimmbareren Kurzflügelkäfer wurden - soweit möglich - Genitalpräparationen vorgenommen. Hierzu wurden Genitalstrukturen wie der Aedeagus, die Parameren oder die Spermatheka unter einer Stereolupe mit Hilfe feiner Minuitennadeln und sehr feinen Dumontpinzetten aus den Abdomen der Käfer vorsichtig herauspräpariert. Bei den weiblichen Tieren der *Gyrophæna*-Arten, die anhand von Genitalstrukturen nicht identifizierbar sind, erfolgte eine Artbestimmung unter Berücksichtigung sekundärer Merkmale nach dem Bestimmungsschlüssel von LOHSE (1974a). Die Untersuchungen zur Artenbestimmung wurden an Stereolupen der Firma WILD und der Firma ZEISS durchgeführt. Die Genitalapparatstrukturen wurden unter einem Durchlichtmikroskop Diaplan der Firma LEITZ in ihrem äußeren Aufbau mit den Zeichnungen des Bestimmungswerkes von BENICK und LOHSE (1974) und LOHSE (1974a, b) verglichen. In gleicher Weise wurden auch schwierig zu interpretierende Strukturen, wie beispielsweise die Charginierung der Abdominaltergite, unter dem Lichtmikroskop bei 60-facher Vergrößerung unter Manipulation der Kondensorblendeneinstellungen beurteilt. Sämtliche Fotodokumentationen der Ei-, Larven-, Puppen- und Imagoalstadien der Insekten erfolgten an einer Stereolupe M10 mit Fotoaufsatz der Firma LEICA auf 100 ASA Diafilmen. In Fällen, in denen die Arten nicht exakt bestimmt werden konnten, erfolgte eine Zuordnung zu Gattungsgruppen (z.B. *Proteinus* spp.) oder Familiengruppen (z.B. Curculionidae).

Die Determination der ebenfalls von den Pilzen abgesammelten weiteren Insektengruppen (Diptera) oder Insektenarten (Collembola) erfolgten anhand der Bestimmungswerke von

MORGE und SCHUMANN (1990) für die Ordnung der Diptera und für die Ordnung der Collembola mittels des Bestimmungsführers von GISIN (1984). Die Identifikation der Mycetophiliden *Bolitophilella cinerea* (Meig.) wurde mit dem Bestimmungswerk von LANDROCK (1940) durchgeführt.

2.6 Methodik der Analyse der Käferbesiedlungen der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

Um Einblicke in die Besiedlungsstrukturen der Käfer an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zu erringen, wurden die identifizierten und getrennt nach ihren jeweiligen Geschlechtern ausgezählten Käfer unter verschiedenen Gesichtspunkten analysiert.

Zunächst wurde neben dem Gesamtartenspektrum der an den Basidiomen vorgefundenen Käfergruppen und Käferarten die allgemeine Besiedlungsstruktur der Fruchtkörper der beiden Pilzarten herausgestellt. Anhand von Dominanz- und Konstanzspektren wurden die Käferarten herauskristallisiert, die offenkundig eine ausgeprägte Beziehung zu den Basidiomen der entsprechenden Pilzart besitzen. Mit diesen herausgehobenen Käferarten wurde die weitere Datenanalyse vorgenommen. Anhand von ausgewählten statistischen Verfahren wurde untersucht, ob sich das allgemeine Vorkommen der herausgegriffenen Käfer an den Fruchtkörpern unterscheidet und ob die erhobenen abiotischen und biotischen Einflußfaktoren die Besiedlungssituation der Käfer an den Basidiomen beeinflussen. Nachfolgend wird eine Darstellung der verwendeten Analyseverfahren für die unterschiedlichen Fragestellungen vorgenommen. Eine tabellarische Übersicht findet sich nochmals am Ende dieses Abschnittes in Tabelle 6.

Aufgrund der beobachteten und in dieser Form beispielsweise auch bei BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) und GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) angeführten ausgedehnten Fruktifikationszeitspanne der Pilzart *Megacollybia platyphylla* vom Vorsommer bis in den Spätsommer wurde der Fruktifikationszeitraum in zwei Kategorien geteilt und die Käferzahlen an den Basidiomen in beiden Zeiteinheiten untersucht. Für die Kategorie „früh“ wurden die Monate Juni und Juli festgesetzt, während die Kategorie „spät“ die Monate August, September und Oktober umfaßt. In einer Varianzanalyse (ANOVA) wurde ein Einfluß der Zeitkategorien auf die Besiedlung von *Megacollybia platyphylla* untersucht. Zusätzlich erfolgte eine Einschätzung der Wirkung der Einflußgröße des Untersuchungsgebietes auf die Käferanzahlen an den Basidiomen. In der Analyse des Gebietseffektes wurde zum Einzelvergleich der Untersuchungsgebiete der im Vergleich zu den varianzanalytischen Einzelvergleichen hinsichtlich des α -Fehlers konservativere Scheffé-Test durchgeführt.

Sodann erfolgte eine Überprüfung der Hypothese, daß sich der Einfluß der erhobenen abiotischen und biotischen Einzelfaktoren in den beobachteten Unterschieden der Käferzahlen an den Basidiomen der Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius*

alliaceus widerspiegelt. Zu diesen Faktoren gehörten die hier als abiotisch bezeichneten Einflußgrößen des Regens, sowie die mit dem Habitat „Pilzfruchtkörper“ in Zusammenhang stehenden Variablen Hutfläche, Frischgewicht und Alterskategorie der Basidiome. Um den Faktor des Fruchtkörperalters in seiner Einflußnahme auf die Käferbesiedlung genauer zu betrachten, wurden die drei Alterskategorien der Aufschirmphase, der Optimalphase und der Verfallsphase in die Analyse einbezogen. Die durch tierische Einwirkungen hervorgerufenen inneren und äußeren Schädigungen der Fruchtkörper wurden als biotische Faktoren „Schneckenfraß“ und „Dipterenlarvenfraß“ betrachtet. Zur Einschätzung des qualitativen Einflusses dieser Variablen auf das Besiedlungsverhalten der Käfer wurde zunächst eine Varianzanalyse (ANOVA), die in diesem Fall in ihrer Anwendung der Analyse einer punktbiseralen Korrelation entspricht, durchgeführt. Für diese Analyse wurden Basidiome, an denen mindestens ein Individuum der entsprechenden Käferart gefunden wurde, als besiedelt, Fruchtkörper, an denen kein Individuum der untersuchten Käferart vorhanden war, als unbesiedelt behandelt. Mit dieser Vorgehensweise wurden nun Unterschiede zwischen den beiden Bedingungen der besiedelten und nicht besiedelten Basidiomen hinsichtlich des zu untersuchenden, gestuften Faktors analysiert.

Neben dieser qualitativen Einschätzung wurden für die Faktoren der Hutflächengröße der Fruchtkörper, des Fruchtkörpergewichtes und des Schnecken- und Dipterenlarvenfraßes auch eine quantitative Untersuchung hinsichtlich der Käferbesiedlung durchgeführt. Bei dieser Analyse galt es, einen Aufschluß darüber zu erlangen, inwieweit sich Korrelationen zwischen den qualitativen Ausprägungen der Einflußfaktoren und den Käferanzahlen an den Basidiomen finden ließen. Zur Anwendung kam in dieser Untersuchung, in der lediglich besiedelte Basidiome Berücksichtigung fanden, die Analyse der Rangkorrelation nach Spearman.

Ein weiterer Untersuchungsbereich erfaßt die hier als populationsbiologische Einflußgrößen zusammengefaßten Faktoren wie die Aggregation der Käfer am Pilzfruchtkörper, die Konkurrenzsituationen und das Geschlechterverhältnis der Käferarten an den Basidiomen. Um zu beurteilen, inwieweit die jeweiligen Käferarten über ein aggregierendes Verhaltensmoment verfügen, wurden die beobachteten Besiedlungsstrukturen mit den aus computergenerierten Monte-Carlo-Simulationen resultierenden Besiedlungsstrukturen graphisch miteinander verglichen. Diese derartig entstandenen Daten bilden eine vollständig unabhängig erfolgende Besiedlung der Basidiome durch die Käfer ab. In die Monte-Carlo-Studie floß die Gesamtzahl der Fruchtkörper und die Gesamtzahl der jeweiligen Käferart ein. Die Berechnung der Daten der Monte-Carlo-Studien erfolgte unter Anwendung des Computerprogramms „LabView“(NATIONAL INSTRUMENTS;1996). Die in Graphen dargestellten Ergebnisse der Monte-Carlo-Studien sind auch in „Handarbeit“ unter Benutzung der im Ergebnisteil unter Punkt 3.2.1.4.1 dargestellten Formel 3 zu errechnen.

Der Einflußfaktor der interspezifischen Konkurrenz wurde sowohl qualitativ als auch quantitativ studiert. Zur qualitativen Analyse wurden die Daten in Kreuztabellen unter Anwendung von Chi-Quadrat-Tests analysiert. Dabei wurden die Käferarten in

gegenüberstellenden Paarstudien miteinander verglichen. Es wurde hier der Fragestellung nachgegangen, ob ein mit einer Käferart besiedeltes Basidiom in seiner Attraktivität für eine zweite Käferart dergestalt beeinflusst wird, daß dieses Basidiom von der zweiten Käferart nicht mehr besiedelt wird. Auch in dieser Auswertung gilt ein Pilzfruchtkörper als besiedelt, sobald mindestens ein Individuum der Käferart am Basidiom notiert wurde. Der quantitative Aspekt der interspezifischen Konkurrenz wurde in der Frage formuliert, ob unterschiedlich hohe Individuenzahlen einer Käferart am Basidiom eine zweite Käferart in ihrer Individuenzahl am Fruchtkörper beeinflussen. Zur Untersuchung dieses Aspektes wurden innerhalb der besiedelten Basidiome die Besiedlungsereignisse mit ihren entsprechenden Käferzahlen in drei annähernd gleichbesetzte Gruppen A, B und C eingeteilt. Die Gruppe A spiegelt eine geringe Käferbesiedlung, die Kategorie B eine mittlere und die Kategorie C eine für die Käferart hohe Besiedlung am Basidiom wider. Die Tabelle 5 zeigt getrennt nach Pilz-

Tabelle 5: Anzahl der Käferindividuen an den Basidiomen in den drei unterteilten Kategoriestufen (KS) A, B und C getrennt nach Pilz- und Käferarten.

Pilzart	Käferart	Besiedlung	KS	Käferindividuen am Basidiom
<i>Megacollybia platyphylla</i>	<i>G. joyioides</i>	gering	A	1–2
		mittel	B	3–18
		hoch	C	>18
	<i>G. gentilis</i>	gering	A	1-2
		mittel	B	3-5
		hoch	C	>5
	<i>G. affinis</i>	gering	A	1
		mittel	B	2-3
		hoch	C	>3
	<i>O. alternans</i>	gering	A	1-2
		mittel	B	3-10
		hoch	C	>10
<i>Marasmius alliaceus</i>	<i>G. gentilis</i>	gering	A	1-2
		mittel	B	3-7
		hoch	C	>7

und Käferarten die Käferindividuenzahlen an den Basidiomen in den drei Kategoriestufen A, B und C. Der Vergleich der Individuenzahlen der Käferarten in den drei Kategorien erfolgte anhand einer Varianzanalyse (ANOVA). Um Unterschiede in den Individuenzahlen der Käferarten in den drei Kategorien herauszuarbeiten und zur Minimierung des α -Fehlers der Einzelvergleiche wurde auch hier ein Scheffé-Test durchgeführt.

Anschließend wurde das Geschlechterverhältnis der Käferarten bei der Besiedlung der Pilzfruchtkörper analysiert. Dabei wurde der Frage nachgegangen, ob sich innerhalb der oben angeführten dreiteiligen Besiedlungskategorien A, B und C das Geschlechterverhältnis der an den Basidiomen befindlichen Käfer von einer gleichmäßigen Geschlechterverteilung im Verhältnis 1:1 unterscheidet. Hierzu wurde in jeder der drei Kategorien anhand eines t-

Tests untersucht, ob das beobachtete Geschlechterverhältnis von dem Testwert von 0,5 signifikant abwich. Der Testwert 0,5 spiegelt in dieser Analyse bei einer Käferart eine Geschlechterverteilung von weiblichen zu männlichen Käfern in einem Verhältnis von 1:1 wider.

Tabelle 6: Tabellarische Zusammenfassung der vorgestellten Fragestellungen und der angewandten Analyseverfahren.

	Betrachteter Faktor		Datenkategorien	Auswertungsverfahren
Allgemeine Analyse	Besiedlungsstruktur		-	Konstanz-, Dominanz- und Stetigkeitsspekten
	unterschiedliches Vorkommen der Käferarten an den Basidiomen		-	ANOVA
räumliche und zeitliche Einflußfaktoren	Untersuchungsgebiet		3	ANOVA, Scheffé-Test
	Zeitkategorie „früh“ und „spät“		2	ANOVA
„abiotische“ Einflußfaktoren	Regen		4	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
	Hutfläche des Fruchtkörpers	Qualitativ	metrisch	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
		Quantitativ		Spearman-Rangkorrelation
	Gewicht	Qualitativ	metrisch	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
		Quantitativ		Spearman-Rangkorrelation
	Fruchtkörperalter		3	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
„biotische“ Einflußfaktoren	Schneckenfraß	Qualitativ	7	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
		Quantitativ		Spearman-Rangkorrelation
	Dipterenlarvenfraß	Qualitativ	7	ANOVA im Verfahren einer punktbiserale Korrelation
		Quantitativ		Spearman-Rangkorrelation
„populationsbiologische“ Einflußfaktoren	Aggregation		-	Monte-Carlo-Studie
	Interspezifische Konkurrenz	Qualitativ	3 (A B C)	Chi-Quadrat-Test
		Quantitativ		ANOVA, Scheffé-Test
	Geschlechterverhältnis		3 (A B C)	t-Test

Sämtliche statistischen Auswertungen wurden - soweit nicht anders angegeben - mit den Programmpaketen SAS und SPSS für Windows durchgeführt. Signifikanzniveaus, die den Wert 0,2 überschritten, sind in den Tabellen nicht weiter aufgeführt.

2.7 Methodik der Flugkäfigversuche

Um weitergehende Aufschlüsse zur Besiedlungsstruktur zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen zu gewinnen, wurde in Flugkäfigexperimenten der Versuch unternommen, das Insekten-Pilz-Interaktionssystem unter Laborbedingungen nachzustellen. Hierzu wurden Käfer der Gattung *Gyrophæna* in Käfige eingesetzt, die mit Pilzfruchtkörpern bestückt waren. Im Mittelpunkt der Laboruntersuchungen standen Fragen zum spezifischen Auffinden der Basidiome durch die Käfer und zur Verteilung der Käfer an den dargebotenen Basidiomen unter differenzierten Versuchsbedingungen. Die Tabelle 7 gibt nähere Aufschlüsse über die einzelnen angestrebten Fragestellungen in den jeweiligen Flugkäfigexperimenten.

Die Hauptexperimente der Flugkäfigversuche wurden im Zeitraum vom 24.05.2000 bis 29.07.2000 durchgeführt. Zunächst galt es in Voruntersuchungen im Herbst 1999 geeigneten Lichtverhältnisse, Luftfeuchtigkeit und insbesondere eine geeignete Versuchstemperatur und Versuchsdauer zu finden. Diese Parameter mußten eine Balance zwischen der gebotenen Erhaltung der Basidiome und den natürlichen Verhaltensmustern der Käfer gewährleisten. In allen Vorversuchen wurde die relative Luftfeuchte in den Klimakammern auf 80 Prozent festgelegt. Es herrschte eine Hell-Dunkel-Abfolge von jeweils 12 Stunden (hell: 8:00 Uhr bis 20:00 Uhr). Die Lichtgabe lag bei 3kLux. Modifiziert wurde die Temperatur und die Versuchsdauer. Dabei wurden jeweils zwei Versuche bei 10°C, bei 14°C und bei 18°C durchgeführt. Zu Beginn der einzelnen Versuche wurde in den ersten 45 Minuten die Flugbereitschaft der Käfer notiert. Alle 24 Stunden nach Versuchsbeginn wurden überprüft, ob sich Besiedlungserfolge an den dargebotenen Basidiomen eingestellt hatten. Ferner wurde der Zustand der eingesetzten Basidiome optisch begutachtet und der sich im Flugkäfig sammelnden von den Basidiomen ausgehende Fäulnisgeruch beurteilt. Bei aufweichendem Fruchtkörperplektenchym und merklichem Fäulnisgeruch im Flugkäfig wurde der Versuch abgebrochen. In den sechs Vorversuchen wurden jeweils 20 männliche und 20 weibliche Käfer von *G. joyioides* und acht männliche und acht weibliche Käfer von *G. gentilis* eingesetzt. Die in den einzelnen Versuchen verwendeten vier Basidiome von *Megacollybia platyphylla* waren alle zu Versuchsbeginn in der Optimalphase und kennzeichneten sich durch einen festes Plektenchym und fehlende bis mäßige Schädigungen durch Schneckenfraß. Eine detaillierte Ausführung zum Versuchsdesign der Flugkäfigexperimente erfolgt nachstehend anhand der eigentlichen Flugkäfigversuche.

Nach entsprechenden Vorversuchen im Herbst 1999 erfolgten die 16 Flugkäfigversuche in einer Klimakammer bei Lichtverhältnissen von 3kLux in einer Hell-Dunkel-Abfolge (H: 12 Stunden 08.00 bis 20.00/ D: 12 Stunden) und mit einer Versuchsdauer von etwa 24 Stunden (Flugkäfigversuch 00.04: 41 Stunden). In den Klimakammern wurde eine relative Luftfeuchte von konstant 80% und eine Temperatur von konstant 18°C eingestellt.

Sämtliche Basidiome, die in den Flugkäfigversuchen eingesetzt wurden, stammten aus den drei Untersuchungsgebieten. Neben den eigentlichen Zielbasidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* wurden auch Fruchtkörper von *Russula* spp., *Lactarius blennius* (Fr.: Fr.) Fr. und *Amanita rubescens* den Käfern angeboten. Nach dem im Kapitel Ergebnisse unter Punkt 3.5.2 in Tabelle 51 dargelegten Befund wurde im Flugkäfigexperiment 00.08 Basidiome von *Amanita rubescens* als Zielbasidiome eingesetzt. Als Käferarten wurden *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* eingesetzt, welche nach den bisherigen Ergebnissen eine hohe Stetigkeit für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Zielpilze *Marasmius alliaceus* und von *Megacollybia platyphylla* aufwiesen. Da die in den Flugkäfigversuchen eingesetzten Basidiome außer den eingesetzten Käfern keinerlei weitere Käfer mehr enthalten durften, mußten alle in den Versuchen eingesetzten Basidiome sorgfältig von Käfern befreit werden. In den Flugkäfigversuchen wurden nur möglichst wenig geschädigte Fruchtkörper der Optimalphase mit stabilen Stielen und festem Plektenchym verwendet. Zur Ermittlung der Fläche des Fruchtkörperhutes wurde der kleinste und der größte Durchmesser des Hutes notiert und die Fläche wiederum näherungsweise über die Ellipsenformel (siehe hierzu Formel 1 unter Punkt 2.4) berechnet.

Zur aufrechten Plazierung der gesäuberten Fruchtkörper in den Flugkäfigen wurden die Basidiome auf einen in einen Gipsfuß eingegossenen Draht aufgesteckt. Um den Draht in

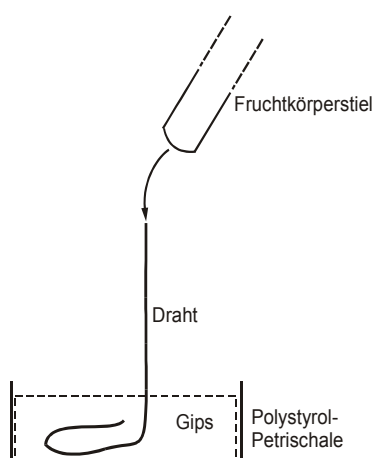


Abbildung 11: Schema der Fertigung eines in einem Flugkäfigversuch eingesetzten Hilfsgestells.

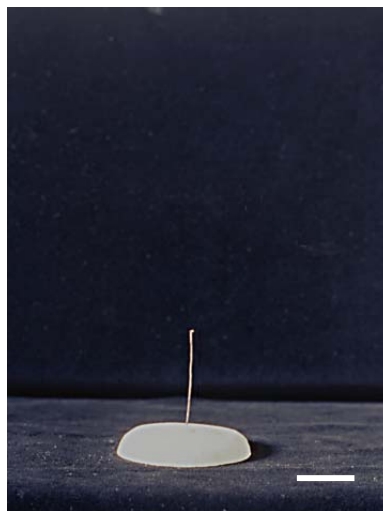


Abbildung 12: Hilfsgestell zur aufrechten Darbietung der Basidiome in den Flugkäfigversuchen. Teilstrich 2,5cm.



Abbildung 13: Funktionsweise eines in einem Flugkäfigversuch dargebotenen Fruchtkörpers von *Megacollybia platyphylla*. Teilstrich 2,5cm.

eine aufrechte Position zu bringen, wurde flüssige Gipsmasse in eine formgebende Polystyrol-Petrischale gegossen, in die ein am unteren Ende u-förmig gebogener Draht hineinragte. Nach dem Erhärten der Gipsmasse wurde die Petrischale vom so entstandenen Gipsfuß weggebrochen. Damit die Käfer die Möglichkeit erhielten, die Basidiome auch krabbelnd zu erreichen, wurden die Ränder des Gipsfußes zum Boden hinneigend

abgeschirmgelt. Die Abbildungen 11 bis 13 demonstrieren die Herstellung der „Flugkäfig-Fruchtkörper“.

Die Flugkäfige, in denen die Käfer und die Fruchtkörper eingebracht wurden, waren aus transparentem Plastikplatten mit einer Materialstärke von vier Millimetern gefertigt. Die Abmessungen der Flugkäfige wiesen eine Breite von 90cm, eine Tiefe von 90cm und eine

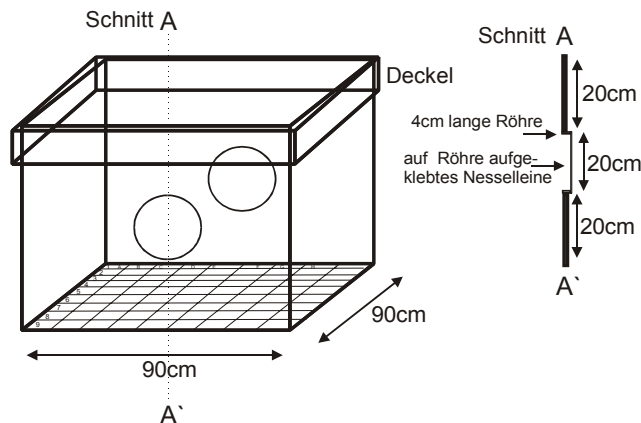


Abbildung 14: Schematische Übersicht und Schnitt (AA') durch einen Flugkäfig.



Abbildung 15: Flugkäfig im Versuchseinsatz in einer Klimakammer (Versuchsende). Dargestellt wurden zwei Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Teilstrich 10cm.

Höhe von 60cm auf. Sie waren mit einem plan aufliegenden Deckel gleichen Materials verschließbar. Um die Basidiome und die Käfer in die Käfige einzubringen und wieder herauszuholen, war mittig in der Vorder- und Rückwand ein rundes Loch mit einem Durchmesser von 20 Zentimetern herausgetrennt. Die beiden Löcher wurden im Versuch mit einem vier Zentimeter langen grauen Plastikrohr verschlossen, das zur Belüftung des Flugkäfiges außen mit Nesselkleeblättern beklebt war. Eine exakten Platzierung der Basidiome und eine Darstellung der Orte, an denen zu Versuchsende die Käfer wiedergefunden wurden, war durch ein auf die Außenseite der Bodenplatte gezeichnetes Gitter mit Quadranten von 10x10cm Seitenlänge möglich. Die Abbildung 14 zeigt in Übersicht und Schnitt den Aufbau des Flugkäfiges. In der Abbildung 15 ist ein mit Pilzfruchtkörpern (*Megacollybia platyphylla*) bestückter Flugkäfig im

Versuchseinsatz in der Klimakammer dargestellt.

Die in den Flugkäfigversuchen eingesetzten Käfer entstammten anderen Basidiomen als denen, die in den Versuchen Verwendung fanden. Die Käfer wurden nur einmal in einem Flugkäfigexperiment eingesetzt. Die in den Flugkäfig eingesetzten Käfer entstammten entweder direkt aus Freilandaufsammlungen oder aber aus einer Laborhälterung. In einen Flugkäfigversuch wurden nur Käfer aus einer gemeinsamen Aufsammlung oder einer gemeinsamen Hälterung eingebracht. In der Laborhälterung wurden die Gyrophaenae in mit eingegossenen Gipsböden versehene Glaspetrischalen (Plastikpetrischalen sind aufgrund der statischen Aufladungen ungeeignet!) mit einem Durchmesser von fünf oder neun Zentimetern gesetzt. Damit innerhalb der Perischalen beständig eine hohe Luftfeuchte

herrschte, wurde der Gipsboden stets mit 0,9%-iger [w/v] steriler Ringerlösung (sRL) nach STEINER (1963) feuchtgehalten. Die Ringerlösung enthielt auf 1000ml demineralisiertes Wasser einen Anteil von 900mg NaCl, 420mg KCl und 250mg CaCl₂. Da die Lösung autoklaviert wurde unterblieb eine Carbonatpufferung.

Die Glaspetrischalen für die Verwahrung der Käfer wurden in einem Klimaschrank bei 80% relativer Luftfeuchte und einer Temperatur von 16°C verwahrt. Der Klimaschrank wies einen Hell-Dunkel-Rhythmus von jeweils 12 Stunden (Hellphase: 08.00 bis 20.00) auf. Während der Helligkeitsphase herrschten im Schrank schwach diffuses Licht. In die Petrischalen wurde den Käfern als Nahrung und zur Versteckmöglichkeit Lamellenbruchstücke von Fruchtkörperhüten der Pilzart *Megacollybia platyphylla* angeboten. Sobald an den Lamellenstücken beginnende Fäulnis zu beobachten war, wurden die Schalen ausgetauscht und auch die Pilzstücke durch frische Stücke ersetzt. Um diesen Austausch der Hutstücke vornehmen zu können, wurden gesammelte Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in einer Kühlkammer bei 4°C vorrätig gehalten. Sofern jedoch keine frischen Basidiome dieser Pilzart im Freiland zu finden waren, wurde den Käfern handelsübliche Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen) als Nahrungsquelle angeboten.

Zur Auszählung der lebenden Käfer und zur Identifikation der Art und des Geschlechtes wurde das folgende Verfahren angewandt: Eine kleine Glasschale, in die ein Tropfen sterile Ringerlösung (sRL) gegeben war, wurde in ein Eisbad gestellt. Mit einem feinen Pinsel wurden dann die Käfer einzeln vorsichtig in den Tropfen überführt. Der den Käfer umschließende Tropfen und die Kälte verhinderte kurzfristig die Lokomotion der Käfer, so daß die Identifikationen der Art und des Geschlechtes unter einer Stereolupe erfolgen konnten. Nach der Bestimmung wurden die Käfer, um sie von anhaftender Flüssigkeit zu befreien mit einem Pinsel dem Tropfen entnommen und getrennt nach Art und Geschlecht in Glaspetrischalen mit eingelegtem Fließpapier gesetzt.

Die ausgezählten Käfer wurden getrennt nach Geschlecht in Schnappdeckelgläser (5ml) überführt und je nach Fragestellung in die Flugkäfigversuche eingebracht. Hier wurden die Staphyliniden behutsam in den meisten Fällen auf eine runde Gipsplatte aufgetragen, die sich mittig im Quadranten E5 des Flugkäfigs befand. Die Gipsplatte wies einen Durchmesser von neun Zentimetern und eine Materialstärke von vier Millimetern auf. Sofern die Fragestellung vorsah, einige Käfer zu Beginn des Versuches direkt auf die Basidiome auszubringen, wurden diese Käfer bei großhütigen Fruchtkörpern direkt auf die Hutoberfläche ausgeschüttet. Von hier aus suchten die Insekten dann selbständig ihren Weg zwischen die Pilzlamellen. Bei kleinhütigen Basidiomen wurde hingegen der Fruchtkörper im Flugkäfig umgedreht und die Käfer direkt zwischen die Lamellen gegeben. Nach einer kurzen Zeit, in der die Staphyliniden zwischen den Lamellen zu Ruhe kommen konnten, wurde die so präparierten Basidiome wieder aufrecht stehend im Flugkäfig dargeboten. Abschließend wurden die Öffnungen des Käfigs mit den beiden Rohrstücken verschlossen.

Am Ende des Flugkäfigexperimentes wurden die Verschlüsse geöffnet und die Fruchtkörper mitsamt ihren Hilfsstützen zügig in bereitgehaltene Plastiktüten gegeben. Käfer,

die sich zu diesem Zeitpunkt nicht an den Basidiomen aufhielten, wurden getrennt für die einzelnen Quadranten mit einem Exhaustor aufgesaugt und in Schnappdeckelgläser (5ml) gegeben. Die Schnappdeckelgläser wurden mit einem die jeweiligen Fundquadranten kennzeichnenden Buchstaben-Ziffern-Code beschriftet. Überdies wurde ferner unterschieden, ob die Käfer zu Ende des Versuchs tot, lebend oder fliegend angetroffen wurden. Die Kurzflügelkäfer, die sich an den Basidiomen aufhielten, wurden von diesen abgesammelt und gleichfalls in entsprechend gekennzeichnete Schnappdeckelgläser gegeben. Anschließend wurde überprüft, ob die Anzahl der wiedergefundenen Staphyliniden der Anzahl der in dem Versuch eingesetzten Staphyliniden entsprach. In Einzelfällen wurden am Ende des Experimentes nicht alle Käfer wiedergefunden. Dieser Umstand läßt sich dadurch erklären, daß sich die kleinen Käfer immer wieder in Kleberisse, die die einzelnen Flugkäfigwände zusammenhielten zwängten und aus diesen, ohne eine Zerstörung des Flugkäfigs zu riskieren, nicht wieder herauszuholen waren. Die eingesammelten Käfer wurden mittels Essigether getötet und bis zur späteren Auswertung in Scheerpeltzlösung aufbewahrt. Nach jedem Versuchsdurchgang wurde der gesamte Flugkäfig sorgfältig mit 70% vergälltem Ethanol ausgewischt und mindestens 48 Stunden bei abgenommenem Deckel in der Klimakammer gelüftet.

In den Flugkäfigversuchen konnte durch Manipulation einzelner Versuchsbedingungen verschiedenen Fragestellungen nachgegangen werden. Dabei galt zunächst zu testen, inwieweit die in den Versuchen verwendeten Käfer der Gattung *Gyrophæna* unter den künstlichen Laborbedingungen in der Lage waren, die dargebotenen Basidiome im Raum der Flugkäfige zu diskriminieren. In diesem Zusammenhang wurde untersucht, ob spezifische Fruchtkörper eine erhöhte Anzahl von Käfern aufwiesen, so daß eine Fruchtkörperpräferenz und Aggregation der Käfer festzustellen war. Durch eine Vorbesiedlung der Zielpilze (*Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus*) mit arteigenen Staphyliniden wurde studiert, ob durch diese Manipulation eine erhöhte Attraktivität der entsprechenden Basidiome hervorgerufen wurde. Durch die zusätzliche Trennung der Käfer nach ihrem Geschlecht wurde der Einfluß einer Vorbesiedlung der Basidiome durch Käfer unterschiedlichen Geschlechtes untersucht.

Die sich zum Ende der Experimente einstellende Käferverteilung im Flugkäfig wurde anhand der nachfolgenden vier Datengruppen untersucht: 1. Bodenfläche des Käfigs / oder Hutfläche der „Nichtzielpilze“ 2. Hutoberfläche der Pilze, die sich auf die in dem Experiment zu analysierende Fragestellung beziehen (kritische Fläche) 3. Anzahl der Käfer, die sich nicht an den sich auf die Fragestellung beziehenden Basidiomen (=Zielpilze) einfanden 4. Anzahl der Käfer, die an den in der Fragestellung zu testenden Fruchtkörpern vorkamen (kritischen Käfer). Da die Hutoberflächen der Basidiome in den Raum des Flugkäfigs hineinragen und somit die Grundfläche des Käfigs nicht belasten, wurde in allen Versuchen die Grundfläche konstant auf 8100cm² festgesetzt. Die Hutfläche der zu testenden Pilzarten wurde wiederum annähernd aus dem größten und kleinsten Durchmesser anhand der Ellipsenformel (siehe Formel 1 unter Punkt 2.4) bestimmt. Sämtliche am Ende der Experimente nicht

wiedergefundenen Gyrophaenae wurden allgemein den Käfer, die unter Punkt drei angeführt sind, zugeschlagen.

Unter Anwendung der Formel der Binominalverteilung (siehe hierzu Formel 2, dabei gilt: n: Anzahl der im Versuch unter Anwendung der Fragestellung eingesetzten Käfer, x: Anzahl der auf den Zielpilzen vorkommenden Käfer = kritischen Käfer, p: prozentualer Anteil der Hutfläche der Zielpilze = kritische Fläche) wurde überprüft, ob sich die am Ende des

$$\frac{n!}{x! \cdot (n-x)!} \cdot p^x \cdot (1-p)^{n-x} \quad \text{Formel 2}$$

Experimentes vorgefundene Käferverteilung mit einer Zufallsverteilung einhergeht, in der sich die Käferindividuen völlig unabhängig voneinander im Flugkäfig verteilen, oder ob die Verteilungsstrukturen im Flugkäfig eine erhöhte Attraktion der dargebotenen Basidiome gegenüber der Umgebungsfläche repräsentieren. In der Tabelle 7 sind die einzelnen Fragestellungen der jeweiligen Flugkäfigexperimente und die zu Versuchsbeginn eingesetzten Basidiome und Käfer in ihrer Zahl und in ihrer Verteilung im Käfig im Überblick dargelegt.

Tabelle 7: Überblick über die in den einzelnen Flugkäfigexperimenten eingesetzten Pilzartenfruchtkörper und Käferarten und deren Verteilung zu Beginn der Experimente. FKäV: Flugkäfigversuch, FK Fruchtkörper, gen: *G. gentilis*, joy: *G. joyioides*, aff: *G. affinis*, m: Männchen, w: Weibchen. Die Pilzarten sind folgendermaßen codiert: 1: *Megacollybia platyphylla*, 2: *Marasmius alliaceus*, 3: *Amanita rubescens*, 4: *Lactarius blennius*, 5: *Russula* sp. Die Buchstaben-Ziffer-Kombination beschreibt das entsprechende Feld im Koordinatengitter des Flugkäfigs. Sofern die Kombination bei den Käferarten der Kombination des Fruchtkörperstandortes entspricht, waren die entsprechenden Käferindividuen zu Beginn des Experimentes auf diese Basidiome aufgesetzt worden. Es gelten die Kombinationen: A bis I und 1-9, FK: Fruchtkörper.

Geplante Fragestellung	FKäV	eingesetzte FK		Verteilung				eingesetzte Käfer			Verteilung	
		Art	Anzahl					Arten	m	w	m	w
Verteilung der Männchen, Anlockwirkung durch Weibchen	00.01	1	4	C3	G3	C7	G7	gen	13	10	E5	C3
								joy	25	35	E5	C3
								aff	3	5	E5	C3
Käferverteilung, Präferenz für einen FK	00.02	1	4	C3	G3	C7	G7	gen	10	5	E5	
								joy	13	28		
								aff	2	5		
Käferverteilung, Präferenz für einen FK	00.03	1	4	C3	G3	C7	G7	joy	21	21	E5	
Käferverteilung, Präferenz für einen FK	00.04	1	4	C3	G3	C7	G7	joy	25	25	E5	
Käferverteilung, Präferenz für einen FK	00.05	1	2	C3		G7		gen	25	25	E5	
Käferverteilung, Präferenz für einen FK	00.06	1	2	C7		G3		joy	30	25	E5	
Verteilung der Männchen, Anlockwirkung durch Weibchen	00.07	1	2	C3		G7		joy	25	25	E5	G7

(Fortsetzung der Tabelle 7)

Geplante Fragestellung	FKäV	eingesetzte FK		Verteilung		eingesetzte Käfer			Verteilung		
		Art	Anzahl			Arten	m	w	m	w	
Verteilung der Männchen, Anlockwirkung durch Weibchen	00.08	3	2	C7	G3	joy	25	25	E5	C7	
Käferverteilung, Besiedlungspräferenz für vorbesiedelten FK , Besiedlungspräferenz für 1 oder 2	00.09	1	1	G7		gen	25	25	E5		
		2	2	C3	G3		3	7	C3		
Verteilung der Weibchen, Anlockwirkung durch Männchen	00.10	2	2	C3	G7	gen	25	25	C3	E5	
Käferverteilung, Besiedlungspräferenz für vorbesiedelten FK, Besiedlungspräferenz für 1 oder 2	00.11	1	1	E8				gen	25	25	E5
		2	4	C3	G3	C7	G7		2	8	G3
Verteilung der Männchen, Anlockwirkung durch Weibchen	00.12	1	2	G3	C7	gen	20	20	E5		
								10		G3	
Käferverteilung, Besiedlungspräferenz für <i>Megacollybia platyphylla</i> Zielpilze	00.13	1	2	C3	G7	gen	13	13	E5		
		4	1	C7		joy	12	12			
		5	1	G3							
Verteilung der Männchen, Anlockwirkung durch Weibchen	00.14	1	2	C3	G7	gen	20	25	E5		
								10		G7	
Käferverteilung, Anlockwirkung durch Weibchen, Besiedlungspräferenz für <i>Megacollybia platyphylla</i>	00.15	1	2	G3	C7	joy	25	25	E5		
		4	1	C3				20		C7	
		5	1	G7							
Käferverteilung, Anlockwirkung durch Männchen, Besiedlungspräferenz für <i>Megacollybia platyphylla</i>	00.16	1	2	C3	G7	joy	25	25	E5		
		4	1	G3							
		5	1	C7			20		C3		

2.8 Methodik der analytisch deskriptiven Untersuchungen zur Struktur der Interaktionssysteme zwischen den Staphyliniden *G. joyioides* und *G. gentilis* mit den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

In diesem Punkt galt es anhand von Freilandbeobachtungen, die aus und bei den Fruchtkörperaufsammlungen gewonnen wurden, und mittels von Laborexperimenten die einzelnen Interaktionselemente, die zwischen *G. gentilis* und *G. joyioides* und den Basidiomen der Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* auftreten, synoptisch zusammenzuführen, um die Interaktionssysteme zwischen Käfer und Pilz in ihrer Gesamtstruktur zu erfassen.

2.8.1 Verhaltensweisen der Käfer

Der Anflug und die Ansiedlung der Käfer an die Basidiomen ihrer Zielpilze wurden in Freilandbeobachtungen studiert. Die Betrachtung von kleinstrukturellen Einflußfaktoren, die bei der Käferbesiedlung der Basidiome eine Rolle spielen könnten, erfolgte im Freiland durch tageszeitgleiche Untersuchungen der Käferbesiedlung an den Basidiome innerhalb von im selben Untersuchungsgebiet liegenden, räumlich getrennten Fruchtkörperclustern. Zur Einschätzung des Vorkommens der Gyrophaenae in der Streuschicht wurden in 31 Proben die gesamte Laubstreuauflage bis zum A-Horizont auf einer Kreisfläche mit dem Durchmesser von 20 Zentimetern in Plastikbeutel aufgenommen und im Labor in Handauslese nach vorkommenden Staphyliniden abgesucht. Die Proben wurden entweder in unmittelbarer Nähe von besiedelten Pilzfruchtkörpern oder aber zumindest innerhalb der 12 Dauerbeobachtungsflächen im Naturwaldreservat Schönbuche vorgenommen.

Zur Einschätzung des phototaktischen Verhaltens der Staphyliniden wurden neben Freilandbeobachtungen Laborversuche bei Tageslicht und Raumtemperatur durchgeführt. Hierzu wurden die bereits unter Punkt 2.7 beschriebenen Glaspetrischalen (9cm Durchmesser) mit eingegossenem Gipsbett verwendet. In diese Schalen wurden kleine geknickte Papierstücke gegeben. Anschließend wurden die 24 Gyrophaenae (12 Weibchen und 12 Männchen) in die präparierten Glasschalen gegeben und das Verhalten der Käfer beobachtet. Diese Versuche erfolgten getrennt nach Arten mit den Käfern *G. joyioides* und *G. gentilis*.

Eine Analyse der Interaktionselemente der Aggregation, der Verteilung der Käfer am Basidiom, der Nahrungsaufnahme und der Paarbildung wurden durch Beobachtungen der Käfer im Freiland und im Labor erzielt. Zur Beurteilung der Nahrungsaufnahme wurde neben der Methodik der direkten Beobachtung auch die indirekte Methode der Analyse des Inhalts des Verdauungstrakts der Käfer herangezogen. Hierzu wurden abgetötete Käfer auf einem

Wachsbett in einer mit Ringerlösung gefüllten Präparationswanne mit einer feinen Präparationspinzette fixiert. Mit einer zweiten Pinzette wurden die hintersten Abdominalsegmente gefaßt und vorsichtig so weit herausgezogen, bis sich diese von den davorliegenden Bauch- und Rückenspangen lösten. Auf diese Weise ließ sich zusammen mit den Geschlechtsorganen auch der Hinterdarm der Käfer hervorziehen. Unter dem Lichtmikroskop wurde der Inhalt des Hinterdarms auf vorhandene Nahrungsreste hin untersucht. Zum Vergleich wurden neben den *Gyrophænae* auch Käfer anderer Gruppen untersucht, die von Fruchtkörpern von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* gesammelt wurden.

2.8.2 Entwicklungszyklus der Käfer: Aufzuchtversuche

Aufgrund der kleinräumigen Ausprägung der Interaktionssysteme waren Verhaltensweisen bezüglich der Assoziationskomplexe der Paarbildung, der Eiablage und der Larvalentwicklung oft nicht direkt beobachtbar und so mußten diese Interaktionselemente größtenteils aus Ergebnissen von Laboruntersuchungen hergeleitet werden.

So ließ sich zwar in keinem Fall die Eiablage der Käfer direkt beobachten, dennoch konnten durch die genaue Untersuchung der Fruchtkörperhüte einige Einblicke in das Eiablageverhalten der Käfer gewonnen werden. Zunächst galt es, die in den Lamellen der Fruchtkörper abgelegten Eier zu spezifizieren. Die einzelnen Lamellenfächer der Fruchtkörperhüte wurden hierzu bei Betrachtung unter der Stereolupe mit einem feinen Pinsel durchfahren und nach abgelegten Eiern abgesucht. Auffällige Strukturen, die Eier beinhalteten, wurden unter dem Lichtmikroskop zur Analyse der diese Strukturen aufbauenden Elemente betrachtet. Da die Eier anhand ihres äußeren Habitus zunächst einmal nicht exakt eingruppiert werden konnten, wurden die Eier im Labor in Hälterung genommen, um ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Gyrophæna* spp. sicher nachzuweisen. Die abgesammelten Eier wurden in kleine, drei Zentimeter durchmessende Glaspetrischalen gegeben und bis zum Schlupf der Larven bei 16°C, einer relativen Luftfeuchte der Umgebung von 80 Prozent und bei einer Hell-Dunkel-Abfolge von 14 zu 10 Stunden verwahrt. Der in die Schalen eingegeossene Gipsboden wurde mit steriler Ringerlösung (sRL) beständig feucht gehalten. Ferner wurden zur Minderung des Feuchtigkeitsverlustes, die Aufzuchtschalen zusätzlich mit Parafilm™ umwickelt. Die Gabe von schwachem, indirekt diffusem Licht erfolgte in der Zeit zwischen 06.00 und 20.00 Uhr. Um die Eier weitestgehend vor der Gefahr eines Pilzbefalls zu schützen, wurden alle in den Versuchen eingesetzten Zuchtschalen vor ihrem Einsatz hitzesterilisiert. Die zur Befeuchtung des Gipsbodens eingesetzte Ringerlösung (sRL) wurde vor ihrer Verwendung im Autoklaven sterilisiert. Die Eientwicklung wurde unter einer Stereolupe kontrolliert und die Zeitpunkte der Beobachtung geschlüpfter Larven notiert. Bei jeder Kontrolle wurden die Eier mit einem im Autoklaven sterilisierten Pinsel in eine neue sterile Schale überführt. Als Futter für die schlüpfenden Larven wurden in die Schalen Lamellenstücke von *Megacollybia platyphylla* hinzugegeben. Die entsprechenden Lamellenstücke wurden vor ihrer Zugabe in die Glasschale sorgsam unter einer Stereolupe abgesucht um auszuschließen, daß Eier oder Larven in den Versuch eingeschleppt werden.

Zur Verringerung eines möglichen Befalls der Eier und Larven durch sekundär aus den zugegebenen Lamellenstücken auswachsende Pilze und Bakterien wurden bei jeder Kontrolle auch die Lamellenstücke erneuert. Da sich aus einigen der Larven Imagines entwickelten, konnte die Zuordnung der Larven zur Gattung *Gyrophæna* zweifelsfrei erfolgen. Anhand von morphologischen Vergleichen und der Struktur der Eigelege konnte die Zugehörigkeit der Eier und der Larven zur Gattung *Gyrophæna* und im speziellen Fall zur Art *G. joyioides* zweifelsfrei bestimmt werden.

Um nähere Aufschlüsse über den Ablauf und die Dauer der Entwicklungszyklen der *Gyrophænae* zu gewinnen, wurden weitere Laboruntersuchungen und Aufzuchtversuche unternommen. Zur Untersuchung der Embryonalentwicklung der Käfer und zur Einschätzung der Ovarreife im Muttertier wurden die inneren Geschlechtsorgane, das Ovarium und das Gonodukt der weiblichen Käfer der Arten *G. joyioides* und *G. gentilis* untersucht. In dieser Untersuchung wurden weibliche Käfer herangezogen, die im Labor unmittelbar nach der Freilandsammlung abgetötet worden waren. Die Käfer wurden mit einem Tropfen Sekundenkleber dorsal auf einem Holzklötzchen fixiert. Das Holzklötzchen war seinerseits in einer Präparationswanne in einem Wachsbedeckung eingelassen. Die Präparationswanne wurde mit Ringerlösung (RL) soweit aufgefüllt, daß der Käfer vollständig mit der Flüssigkeit bedeckt war. Mit einem sehr kleinen, trapezförmig aus einer Rasierklinge herausgeschnittenem Stück Klinge, welches in eine gebogene Präparationspinzette geklemmt wurde, wurden die Abdominalsternite im Bereich der Pleuralstücke durchtrennt, vorsichtig zur Seite geklappt und entfernt. Nach der Entfernung von Fettkörperanteilen war der Blick auf die inneren Geschlechtsorgane frei.

Der Betrachtung der Entwicklungsdauer des postembryonalen Stadiums der ersten Larvalphase wurde in einem Experiment unter Anwendung des oben beschriebenen Versuchsdesigns der Hälterungsschalen nachgegangen. In zwei Versuchsansätzen wurden jeweils sechs Eier eingesetzt, die von einem *Megacollybia platyphylla* Fruchtkörper stammten. Alle 12 Eier wiesen zu Beginn der Untersuchung unter der Stereolupe keine erkennbaren Differenzierung auf. Die zwölf Eier wurden immer als Eipaare, die dem selben Gelege entstammten, den beiden Versuchsansätzen zugeordnet. Da im entsprechenden Zeitraum der Untersuchung im Freiland *Megacollybia platyphylla* nicht kontinuierlich fruktifizierte, wurden als Nahrungsgrundlage für die schlüpfenden Larven neben ei- und larvenfreien Lamellenstücken auch kleine Stücke handelsüblicher frischer Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) eingesetzt. Die Aufzuchtschalen wurden in einem Klimaschrank bei 16°C, in einer relativen Luftfeuchte von 80 Prozent, bei einer Hell-Dunkel-Abfolge von vierzehnstündigem schwachem diffusem Licht und zehnstündiger Dunkelheit aufgestellt. Die Lichtgabe erfolgte im Zeitraum von 06:00 bis 20:00 Uhr. Unter der Stereolupe wurden die Eier auf ihren Entwicklungsfortgang hin überprüft.

Unter der Verwendung des gleichen Versuchsdesigns wurden in einem weiteren, in zwei Versuchsreihen angelegten Experiment die Entwicklungszeiten der postembryonalen Stadien beginnend mit der zweiten Larvenphase studiert. In 20 sterilen Hälterungsschalen wurden

acht beziehungsweise 10 Larven des zweiten Larvalstadiums gegeben. In dieser Versuchsreihe waren über die Versuchszeiträume nicht fortwährend genügend frische Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* zu finden. Deswegen wurde ein Teil der Larven in den Hälterungsschalen mit Lamellenstücken der Pilzart *Russula cyanoxantha* und mit frischen Bäckerhefestücken versorgt. Der weitere Verlauf der Larvenentwicklung wurde kontrolliert. Sobald die dargebotene Nahrung Anzeichen von Fäulnis zeigte, wurde sie durch frische Nahrungspartikel ersetzt. Dabei wurden auch die hitzesterilisierten Zuchtschalen beständig ausgetauscht. Das Umsetzen der Larven erfolgte anhand eines feinen sterilen Pinsels.

Als mögliche Einflußgröße auf die Entwicklung der späten Embryogenese der Tiere wurde der Faktor Temperatur untersucht. In drei parallel durchgeführten Einheiten wurde die Entwicklungsdauer der späten Embryogenese beginnend mit unter der Stereolupe nicht erkennbar differenzierten Eiern bis zum Schlupf der Eilarve von an *Megacollybia platyphylla* Fruchtkörpern abgelegten Eier bei Temperaturen von 6°C, 16°C und 22°C untersucht. In jeder Versuchseinheit wurden 3x10 Eier in drei mit einem Gipsboden versehene, fünf Zentimeter durchmessende Glaspetrischalen gegeben. Um vergleichbare Entwicklungsstufen in den drei Aufzuchtbedingungen zu gewährleisten, wurden jeweils drei Eier aus einem Gelege entnommen und auf die drei Hälterungsschalen verteilt. Ebenso wie in den anderen Aufzuchtversuchen wurde durch die regelmäßige Anfeuchtung des Gipsbodens mit steriler Ringerlösung (sRL) in den Hälterungsschalen die notwendige, vor Austrocknung schützende Luftfeuchte aufrecht erhalten. Die Schalen wurden im Dauerdunkel in einem Kühlschrank (6°C), in einem Klimaschrank (16°C) und im Labor bei Raumtemperatur (22°C) aufgestellt. Als Nahrungsgrundlage für die schlüpfenden Larven wurden frische Lamellenstücke von *Megacollybia platyphylla* dargeboten. Das Entwicklungsgeschehen der Eier wurde wiederum unter der Stereolupe kontrolliert.

2.9 Methodik der Analyse fruchtkörperbesiedelnder Insekten als Vektoren einer Pilzsporenausbreitung

Durch die Ansiedlung der Insekten an den Fruchtkörpern der Pilze geraten die Insekten in engen Kontakt mit Sporen, den Ausbreitungseinheiten der Pilze. In diesem Punkt wird der Versuchsansatz vorgestellt, der der Fragestellung nach dem möglichen Potential der basidiombesiedelnden Insekten bei der Ausbreitung von Pilzsporen nachgeht. Zur Einschätzung der möglichen Rolle der Gyrophaenae als Ausbreitungsvektoren wird ein Vergleich mit anderen, ebenfalls pilzfruchtkörperassoziierten Insekten vorgenommen.

Die Insekten wurden entweder direkt im Freiland oder später im Labor abgesammelt und nach ihnen anhaftenden Sporen untersucht. In einem weiteren Versuchsansatz wurde auch der Verdauungstrakt von Käfern nach gefressenen Sporen untersucht. In beiden Fällen erfolgte eine Bestimmung des Spektrums der Pilzarten der von den Insekten gewonnenen Sporen anhand von Kultivierungsexperimenten.

Zunächst wurden die Insekten mittels eines speziellen Exhaustors von den Basidiomen abgesaugt. Dieser in Abbildung 16 vorgestellte Exhaustor war so beschaffen, daß er sich nach dem Einsaugen der Insekten auch im Gelände mit 70% vergälltem Ethanol rasch reinigen und oberflächlich sterilisieren ließ. Auf diese Weise sollte weitgehend ausgeschlossen werden, daß Pilzsporen am und im Exhaustor verschleppt wurden und somit nicht mehr einer spezifischen Probe zuzuordnen wären. Die einzeln eingesaugten Insekten (Diptera oder Coleoptera) gelangten in ein am unteren Ende des Exhaustors anschraubbares, steriles Eppendorfcup (1ml). Anschließend wurden sie in ein neues steriles Eppendorfcup (1ml) überführt und beschriftet. Wurde die Probe im Freiland gewonnen wurde das Cup letztlich bis zum Transport ins Labor in einer Kühlbox verwahrt. Größere Käfer wie beispielsweise *Geotrupes stercorosus* (Scr.) (Waldmistkäfer) wurden mittels einer Pinzette in vorbereitete sterile Kulturröhrchen (50ml) gegeben. In den meisten Fällen sonderten die Waldmistkäfer aufgrund ihrer Beunruhigung in das Kulturröhrchen Faeces ab. Die abgesonderte Faeces war nach der Entnahme der Käfer in einfacher Weise zu untersuchen.

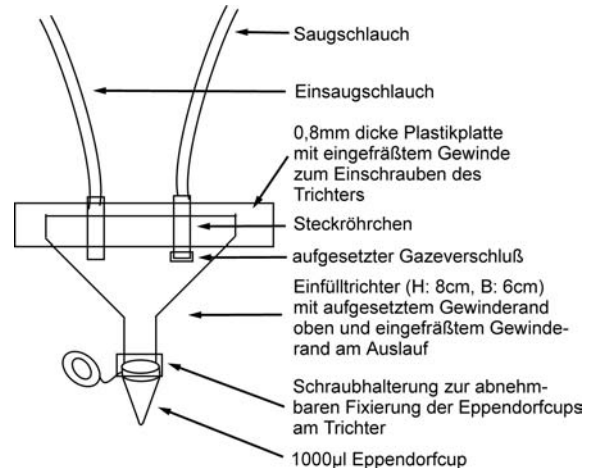


Abbildung 16: Konstruktion des Exhaustors zur Probennahme der basidiombesiedelnden Insekten bei der Untersuchung des Potentials einer vektoriiellen Sporenausbreitung durch die Insekten. Um den zum Einsaugen der Insekten notwendigen Unterdruck erzeugen zu können, ist auf eine luftdichte und exakte Verschraubung der Einzelteile zu achten.

Im Rahmen dieses Untersuchungsansatzes wurden zwei Datenerhebungen durchgeführt. Zum einen galt es, das Sporenausbreitungspotential der Wirtspilzarten durch die Insekten zu beurteilen, zum anderen wurde analysiert, welches allgemeine Artenspektrum an filamentösen Pilzen durch die Insekten potentiell ausgebreitet wird. Um zu einer Einschätzung über das Artenspektrums der filamentösen Pilze zu kommen, wurde eine Untersuchung mit nachfolgender Methodik vorgenommen. Die in den gekühlten Eppendorfcups gefangenen Insekten wurden im Labor mit Kohlendioxid betäubt. Danach wurden, um die den Insekten anhaftenden Pilzsporen abzuspielen, 800µl sterile Ringerlösung (sRL) in die Cups gegeben und die betäubten Tiere in dieser Lösung für zwei Minuten geschüttelt. Die Insekten wurden dem Cup anschließend unter sterilen Bedingungen entnommen und nach Abtötung über Essigether in etikettierte Schnappdeckelgläser mit Scheerpeltzlösung (Staphylinidae) oder mit 70-prozentig vergälltem Ethanol (Diptera) überführt. Die beschrifteten Eppendorfcups wurden in einer Tischzentrifuge für fünf Minuten bei 2000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert. In dieser Weise wurden die in der Ringerlösung befindlichen, von den Insekten abgespülten Stoffe als Pellet am Boden der Cups angereichert. Von dem Pellet wurden unter einer Sterilbank 30µl entnommen und

Pilzkulturen wurden nur solche Kulturen herangezogen, die nach dem Isolationsprozeß tatsächlich als Reinkulturen vorlagen. Zwei heftige Milbeninvasion im Arbeitslabor vernichteten in den Jahren 2000 und 2001 sämtliche isolierten Reinkulturen.

Die Determination der Pilze erfolgte anhand mikroskopischer Präparate an einem Lichtmikroskop Diaplan der Firma LEICA im Hellfeld. Feinstrukturen wie die Bildungselemente der Konidiogenese wurden unter dem Lichtmikroskop durch Anfärbung der Myzelien mit Lactobaumwollblau analysiert. Sofern die Bestimmungsliteratur keine spezifizierten Angaben zu den stets durchgeführten lichtmikroskopischen Vermessungen der Strukturelemente der Myzelien aufwies, erfolgten diese Messungen in Leitungswasser.

Zur Zählung der von den Insekten abgespülten Sporenmengen der Wirtspilzarten wurde vom zentrifugierten Pellet eine Menge von 10µl entnommen, auf einem Objektträger gegeben und unter dem Lichtmikroskop bei 1000facher Vergrößerung auf vorhandene Wirtspilzsporen ausgezählt. Die Auszählung erfolgte, indem der mit einem Deckglas abgedeckte Tropfen von links nach rechts für zwei Minuten in wellenartigen Bewegungen am Objektiv vorbeigeführt wurde. Wurden bei diesem Verfahren so hohe Sporenmenge vorgefunden, daß sich allein die Zählgeschwindigkeit als limitierender Faktor erwies, wurde für diese Zählung eine Zahl von 300 Wirtspilzsporen gesetzt, gleichwohl oftmals massive Sporenmengen in der Lösung zu finden waren. Aus den untersuchten Insekten und den vorgefundenen Sporenmengen wurden Mittelwerte der Sporenmengen der Wirtspilze pro Individuum einer Insektenart errechnet.

In einem weiteren Versuch wurde ferner untersucht, inwieweit die Möglichkeit besteht, daß Wirtspilzsporen im Enddarm der Insekten verschleppt und auf diese Weise ausgebreitet werden können. Hierzu wurde der Endarm der durch CO₂-Einwirkung abgetöteten Käfer in steriler Ringerlösung (sRL) unter einer Stereolupe herauspräpariert. Zuvor waren die Insekten, die in diesem Versuch von Fruchtkörpern der Pilzart *Pholiota aurivella* gesammelt wurden, in drei Durchgängen für vier Minuten in steriler Ringerlösung geschüttelt worden, um die am Exoskelett anhaftenden Sporen abzuwaschen. Ebenfalls um den Beitrag von außerhalb des Darms liegenden Sporen zu minimieren wurde das entnommene Endarmstück, bevor es auf die mit Antibiotika versetzte Agarplatten der oben angegebenen Zusammensetzung ausgelegt und vorsichtig ausgedrückt wurde, in steriler Ringerlösung gewaschen. Nach zweiwöchiger Inkubation der Platten bei 6°C im Dauerdunkel wurden die Platten bei Raumtemperatur im Dauerdunkel aufgestellt. Anhand lichtmikroskopischer Analysen wurde untersucht, ob es sich bei den Kulturen um Myzel der Wirtspilzart *Pholiota aurivella* handelte. Als Bestimmungsliteratur für diese Pilzart in Kultur wurde der Aufsatz von JACOBSSON (1989) herangezogen. In die Untersuchung wurden die Endarmstücke von sechs verschiedenen Käferarten, die an den Basidiomen dieser Pilzart lebten einbezogen. Dabei handelte es sich um zwei *O. alternans* (Grav.), zwei *Rhizophagus bipustulatus* F., eine *Lathrimaeum atrocephalum* (Gyll.) und eine *Atheta corvina* (Thoms.).

2.10 Allgemeine Methoden

In den nachfolgenden Punkten wird die Vorgehensweise zur Gewinnung der Rasterelektronenmikroskopischen Bilder und die Vorgehensweise bei der Sterilisation von Geräten und Lösungen abgehandelt.

2.10.1 Methodik der Rasterelektronenmikroskopie

Die untersuchten Proben wurden in kleinen Polystyrolgefäßen mit einer Fixanslösung (FLsg) versetzt und bei 4°C in einem Kühlschrank bis zur Präparation für die Rasterelektronenmikroskopie verwahrt. Die Fixanslösung ist eine Lösung aus 2,5 prozentigem Glutaraldehyd in einem 66mM Phosphatpuffer, der auf pH 7,2 eingestellt ist. Die weitergehende Präparation erfolgte im Verfahren der Kritischen-Punkt-Trocknung. Zunächst wurde das Fixiermittel aus den Proben ausgewaschen. Dazu wurden die Proben in Schnappdeckelgläser (5ml) überführt und innerhalb von zwei Stunden sechs mal in Wasser gespült. Über Nacht wurden die Proben in Ethylenglykolmonoethylether gegeben und am nächsten Tag in einer Acetonreihe (je einmal in 10%, 30%, 50%, 75%, 95% und zweimal in wasserfreiem 100% Aceton) innerhalb von zwei Stunden entwässert. Es folgte die Kritische-Punkt-Trocknung in dem Gerät Polaren E 3000 der Firma BALZERS UNION. Die getrockneten Präparate wurden auf Objektträgchen mit beidseitig klebenden Leit-Tabs (PLANO, Wetzlar) fixiert. Eine Weiterbehandlung der Proben wie das Aufbrechen von Strukturen erfolgte an den getrockneten Proben unter einer Stereolupe mit feiner Nadeln und Pinzetten. Die so behandelten Proben wurde schließlich in einem Sputter-Coater (BALZERS UNION) mit einer elektronendichten Schicht bedampft und anschließend im Rasterelektronenmikroskop S530 der Firma HITACHI analysiert. Die Fotodokumentation erfolgte auf Agfapan APX 100 Rollfilmen.

2.10.2 Sterilisation der eingesetzten Lösungen und Gegenstände

Sofern nicht anders angegeben, wurden alle in den Versuchen eingesetzten sterilen Lösungen über das Verfahren der Dampfsterilisation gewonnen. Hierzu wurden die Lösungen in Vertikalausoklaven bei einer Temperatur von 121°C und einer Sterilisierzeit von 20 Minuten bei 1,1bar behandelt. Die Gerätschaften (Glasschalen, Drigalskispatel, Pinsel usw.) wurden stets in Aluminiumfolie eingehüllt und entweder gleichfalls autoklaviert oder aber in trockener Hitze sterilisiert. Hierzu wurden die Gerätschaften in einem Trockenschrank bei einer Temperatur von 180°C und einer Sterilisierzeit von 40 Minuten behandelt.

Sämtliche sterile Arbeiten erfolgte entweder an einer Sterilbank oder aber an einem zu Beginn der Untersuchung mit 70 prozentiger Ethanollösung oberflächlich desinfizierten sauberen Arbeitsplatz. Arbeitsgeräte wie Impfnadeln und Drigalskispatel wurden durch Eintauchen in 96 prozentiges Ethanol und anschließendes Abflammen während der Arbeiten stetig sorgsam sterilisiert. Es wurde stets darauf geachtet, daß sämtliche Gerätschaften vor der Weiterverwendung vollständig abkühlen konnten. Zu diesem Zweck wurden bei den Sterilarbeiten immer mindestens zwei Geräte eingesetzt.

3 Ergebnisse

Um die vielfältigen Einzelaspekte der Untersuchung des Interaktionsgeschehens zwischen agaricoiden Pilzen und Insekten übersichtlich darzustellen, werden die Ergebnisse in nachfolgender Gliederung aufbereitet. Zunächst erfolgt eine Beschreibung des Mikrohabitates „Pilzfruchtkörper“ und es werden die Ergebnisse der Untersuchung aufgeführt, die das Fruktifikationsverhalten der betrachteten agaricoiden Pilze charakterisieren. Nachfolgend wird die an Basidiomen der ausgewählten Modellpilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* vorgefundene Käferfauna aufgeführt. Anschließend werden die Ergebnisse der statistischen Analysen zu den verschiedenen abiotischen, biotischen und populationsbiologischen Einflußfaktoren im Hinblick auf das Besiedlungsverhalten ausgewählter Käferarten der Insekten-Pilz-Assoziation dargestellt. In einem weiteren Punkt sind die experimentellen Befunde, die in Flugkäfigen das Ansiedlungs- und Aggregationsverhalten der Käfer an den Basidiomen untersuchten, aufgeführt. Die Ergebnisse, die die Verhaltens- und Lebensweise ausgewählter Pilzkäfer in der Insekten-Pilz-Assoziation beschreiben, werden sodann näher dargelegt. Im letzten Punkt werden die Befunde gezeigt, die Aussagen über das Potential einer insektenvermittelten Sporenausbreitung durch die fruchtkörperbesiedelnden Insekten liefern.

3.1 Agaricoide Fruchtkörper als Mikrohabitat für Insekten

In diesem Punkt erfolgt eine Charakterisierung des Mikrohabitates „Pilzfruchtkörper“ anhand der Betrachtung des Fruktifikationsverhaltens der agaricoiden Pilze. Um einen Überblick über die Fruktifikationsstruktur, den potentiellen Fruktifikationszeitraum und die Fruktifikationsdauer zu erlangen, werden zunächst deskriptiv die während der Begehungen der Waldgebiete erhobenen Beobachtungen und Daten von den untersuchten Pilzarten dargestellt.

Tabelle 8: Fruktifikationszeitspanne von fünf untersuchten Pilzarten ermittelt während der Begehung der drei Untersuchungsgebiete Lahnberge, Niddahänge und Schönbuche im Untersuchungszeitraum Juli 1997 bis Ende 1999 für *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* und im Untersuchungszeitraum Juli 1997 bis Ende 2000 für *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa*.

Pilzart	erste beobachtete Fruktifikation	letzte beobachtete Fruktifikation
<i>Marasmius alliaceus</i>	14. Juli	15. Oktober
<i>Megacollybia platyphylla</i>	02. Juni	15. Oktober
<i>Armillaria mellea</i> agg	21. September	04. November
<i>Pholiota aurivella</i>	29. September	20. Oktober
<i>Pholiota squarrosa</i>	29. September	11. November

In Tabelle 8 ist für die Arten *Marasmius alliaceus*, *Megacollybia platyphylla*, *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* im Untersuchungszeitraum von Juli

1997 bis Juli 2000 beziehungsweise Ende 2000 der bei den Begehungen der Untersuchungsgebiete jeweils erste und letzte beobachtete Fruktifikationszeitpunkt der entsprechenden Pilzarten aufgelistet.

Für *Marasmius alliaceus* war eine Fruchtkörperbildung in den Monaten Juli bis Oktober zu beobachten. Diese Zeitspanne der Fruktifikation war bei *Megacollybia platyphylla* um den Monat Juni erweitert. Im Jahr 2000 wurden *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper überdies bereits im Mai gefunden. Beide Arten fruktifizierten innerhalb dieses Zeitraums in allen Monaten in entsprechenden Zeitfenstern mit feuchtwarmer Witterung. Bezogen auf den Untersuchungszeitraum von Juli 1997 bis Ende 2000 konnten für die in der Untersuchung berücksichtigten Arten *Armillaria mellea* agg, *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* während der Begehung der Untersuchungsflächen in den Monaten September bis November Fruchtkörper gefunden werden. Die Fruktifikationsintervalle bewegten sich bei den drei letztgenannten Pilzarten bei ungeeigneter trockener oder die Bodenoberfläche austrocknender Witterungen (Windbewegung) oder bei frühzeitig einsetzendem Frost in den dargelegten Zeiträumen. In diesem Zeitraum war bei den drei Pilzarten keine distinkte mehrmalige Fruktifikationsfolge an einem Standort zu beobachten, wie dies insbesondere bei *Megacollybia platyphylla* an einzelnen Fruktifikationsstandorten auftrat.

Erstmalig wurde *Pholiota aurivella* fruktifizierend in den Naturwaldreservaten Niddahänge und Schönbuche im Herbst 1998 an gestürzten Rotbuchen am Stammbereich festgestellt. Am Stamm waren die schwach büschelig wachsenden Basidiome zumeist in kleinen Gruppen verteilt. Im gesamten Untersuchungszeitraum von Juni 1997 bis Ende 2000 wurde in den Niddahängen ein einziger Fruktifikationsort an einer gefallenen Rotbuche gefunden. Im Jahr 1999 fruktifizierte der im Jahr 1998 gefundene Pilz an gleicher Stelle. Im Herbst 2000 wurden an diesem Ort bei Exkursionen keine Basidiome vorgefunden. Im Waldgebiet Schönbuche wurden insgesamt drei Fruktifikationsstandorte gleichfalls an am Boden liegenden, entwurzelten Rotbuchen am Stammbereich gefunden (siehe Abbildung 8). In zwei Fällen fruktifizierten die Pilze in den darauffolgenden Jahren. An einem dieser Standorte wurden jedoch in den Jahren 1999 und 2000 keine Pilzfruchtkörper gesichtet.

Bei der Suche nach Fruchtkörpern wurde im Zeitraum Juli 1997 bis Ende 2000 in den Niddahängen zwei Fruktifikationsstandorte von *Pholiota squarrosa* entdeckt. In einem Fall fruktifizierten die stark büschelig wachsenden Fruchtkörper in jedem Herbst wiederkehrend am gesamten Stammanlauf einer lebenden Esche (*Fraxinus excelsior*) in mehreren größeren Trupps (siehe Abbildung 9). Der zweite Fruktifikationsstandort wurde erstmalig im Herbst 1998 in etwa ein Meter Höhe am stehenden Stamm einer Fichte (*Picea abies*) in einer alten nicht überwallten Wunde entdeckt. Auch in diesem Fall fruktifizierte *Pholiota squarrosa* in den darauffolgenden Jahren an gleicher Stelle.

Für die hier untersuchten Arten der Gattung *Pholiota* bleibt festzuhalten, daß sie in den Untersuchungsgesbieten nur sehr punktuell, mit wenigen und weit auseinander liegenden Standorten fruktifizierten. Die Stetigkeit einer wiederholten Fruktifikation in den

darauffolgenden Jahren war jedoch in dem Untersuchungszeitraum deutlich. Fruktifikationsorte und im Untersuchungszeitraum beobachtete Fruktifikation sind in Tabelle 9 für *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* zusammengefaßt dargestellt.

Tabelle 9: Fruktifikationsorte und Fruktifikationsjahre von *Pholiota squarrosa* und *Pholiota aurivella* in den Untersuchungsgebieten der Naturwaldreservate Niddahänge (N) und Schönbuche (S). +: beobachtete Fruktifikation, -: nicht beobachtete Fruktifikation, #: Fruktifikationsort in diesem Jahr noch nicht entdeckt.

Pilzart	NWR	beobachtete Fruktifikation 1997	beobachtete Fruktifikation 1998	beobachtete Fruktifikation 1999	beobachtete Fruktifikation 2000
<i>Pholiota squarrosa</i>	N	+	+	+	+
<i>Pholiota squarrosa</i>	N	#	+	+	+
<i>Pholiota aurivella</i>	N	#	+	+	-
<i>Pholiota aurivella</i>	S	#	+	+	-
<i>Pholiota aurivella</i>	S	#	+	+	+
<i>Pholiota aurivella</i>	S	#	+	-	-

Die zumeist büschelig wachsenden Fruchtkörper von *Armillaria mellea* agg. fruktifizierten bevorzugt an alten Baumstümpfen in den Waldgebieten recht punktuell, dann jedoch oftmals in größeren Trupps. Besonders augenfällig wurde diese massive, jedoch lokal geprägte Fruktifikation und das in den Beobachtungsjahren beständig wiederkehrende Auftreten der Fruchtkörper an einem Standort am Westhang der Lahnberge (siehe Abbildung 18).

Bei *Megacollybia platyphylla* war vor allem in den Monaten Juni und Juli nach Regenfällen mit anhaltender feuchtwarmer Witterung eine nur wenig zeitverzögerte, ergiebige Fruchtkörperbildung zu beobachten, die im Juli auch bei *Marasmius alliaceus* auftrat. Somit herrschte in diesen Zeitabschnitten bei den beiden Pilzarten eine gewisse Synchronisation zwischen einer bestimmten Witterungsbedingung und der Fruchtkörperbildung. Auf der



Abbildung 18: Lokale Fruchtkörperhäufung von *Armillaria mellea* agg. an einem Fichtenstubben in der Nähe des Waldgebietes Lahnberge. Teilstrich 100cm.

anderen Seite unterblieb die Pilzfruktifikation in diesen Monaten bei einsetzender Trockenheit zumeist vollständig. Hielt die Trockenheit wie etwa in den Augustwochen über einen längeren Zeitraum an, so war in diesen Witterungsphasen selbst nach gelegentlich einstreuenden Gewitterregen keine erneute Fruchtkörperbildung zu beobachten. In der Folge entstanden immer wieder kürzere aber auch längere Zeitkorridore, in denen überhaupt keine oder nur sporadisch Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zu finden waren. Diese Fruktifikationspausen konnten durchaus über drei Wochen andauern. Somit lösen sich bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in witterungsabhängiger

Unregelmäßigkeit Phasen hoher Fruktifikation mit Zeitintervallen ab, in denen keine oder nur sehr vereinzelt Fruchtkörper zu finden sind. Der gesamte potentielle Fruktifikationszeitraum von *Megacollybia platyphylla* (Mai bis Oktober) und *Marasmius alliaceus* (Juli bis Oktober) ist demnach in einzelne Fruktifikationsfenster zerfasert, die in ihrer Ausprägung von den aktuellen Witterungsverhältnissen bestimmt werden.

Die Pilzart *Megacollybia platyphylla* war nach Einschätzung der Fruchtkörperfunde in allen drei Waldgebieten verbreitet. *Marasmius alliaceus* war in den Naturwaldreservaten Niddahänge und Schönbuche verbreitet, trat im Waldgebiet Lahnberge jedoch nicht auf. Die Basidiome der beiden Pilzarten fruktifizierten in den genannten Waldgebieten durchaus häufig, traten jedoch punktuell und somit im Gebiet inselartig verteilt auf. Ihre Fruktifikationsstandorte kennzeichneten sich durch eine Bindung an am Boden liegendes morsches, zumeist mit Moos bewachsenes Buchentotholz. Bevorzugt fruktifizierte *Marasmius alliaceus* an Asttotholz mit einem Durchmesser von fünf bis zehn Zentimetern. *Megacollybia platyphylla* fruktifizierte hingegen zumeist in der Laubstreu, zeigte dabei jedoch anhand seiner Rhizomorphenstränge gleichfalls eine Bindung zum Buchentotholz. Bevorzugter Fruktifikationsstandort war in diesem Fall der Kronenbereich gestürzter, am Boden liegender Rotbuchen. In den Abbildungen 27 bis 30 sind solche Kleinstrukturen, in denen *Megacollybia platyphylla* bevorzugt fruktifizierte, für das Naturwaldreservat Schönbuche wiedergegeben. An geeigneten Kleinstandorten bildeten beide Pilzarten ihre Fruchtkörper häufig und gesellig aus. Diese lokalen Standorte mit geselliger Pilzfruktifikation werden nachfolgend als Fruchtkörpercluster bezeichnet. Zum gleichen Zeitpunkt wurden in einem Fruchtkörpercluster in den Niddahängen über 20 Basidiome von *Megacollybia platyphylla* festgestellt. Neben noch nicht vollständig und vollständig aufgeschirmten Basidiomen fanden sich auch bereits faulende Fruchtkörper (die zusätzlich unter der Laubstreu verborgenen den Rhizomorphensträngen anhängenden Primordialstadien wurden hier nicht mitgezählt).

Eine eingehendere Untersuchung der Fruktifikationsstandorte und der Fruktifikationsstetigkeit von *Megacollybia platyphylla* im Untersuchungsgebiet Schönbuche erbrachte die folgenden Ergebnisse (siehe Tabelle 10). Von zwölf im Frühjahr/ Sommer 1998 eingerichteten Dauerbeobachtungsflächen (Kreisflächen mit einem Durchmesser von zehn Metern, die ein Fruchtkörpercluster umschließen) ließen sich im Untersuchungszeitraum Juni 1998 bis Juli 2000 lediglich an drei Standorten in jedem Jahr wiederkehrend Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in größerer Anzahl vorfinden. Überdies war festzustellen, daß lediglich auf diesen drei Dauerbeobachtungsflächen innerhalb des gesamten potentiellen Fruktifikationszeitraumes wiederholt Fruchtkörperbildungen in den einzelnen Fruktifikationsfenstern eines Jahres auftrat. Auf den anderen Dauerbeobachtungsflächen konnten hingegen in den darauffolgenden Jahren während der Exkursionen keine oder nur einzelne Basidiome entdeckt werden. Die Lage der 12 Dauerbeobachtungsflächen im Naturwaldreservat Schönbuche sind mit Punkten und Kennziffern im Anhang in der Abbildung A5 eingetragen, einer Ausschnittsvergrößerung der in Abbildung A4 dargestellten Übersichtskarte des Naturwaldreservates Schönbuche. In den darauffolgenden Jahren

fanden sich jedoch durchaus an anderen lokalen Orten Fruktifikationscluster von *Megacollybia platyphylla*.

Tabelle 10: Während der Begehung der Dauerbeobachtungsflächen (Dabe-Fläche) festgestelltes Fruktifikationsverhalten von *Megacollybia platyphylla* in den Jahren 1998 bis Juli 2000. ++: zahlreiche (>8) Fruchtkörperfunde im Beobachtungsjahr, +: einige Fruchtkörperfunde im Beobachtungsjahr (4-8), O: vereinzelte (1-3) Fruchtkörperfunde im Beobachtungsjahr, -: keine Fruchtkörperfunde im Beobachtungsjahr.

	Dabe-Fläche	beobachtete Fruktifikation 1998	beobachtete Fruktifikation 1999	beobachtete Fruktifikation bis Juli 2000
<i>Megacollybia platyphylla</i>	1	++	++	++
	2	+	-	-
	3	++	O	-
	4	++	++	++
	5	+	-	-
	6	++	O	-
	7	++	++	++
	8	++	-	O
	9	+	-	-
	10	++	O	O
	12	+	-	-
	13	++	-	O

Bei der eingehenderen Analyse der drei Dauerbeobachtungsflächen, die sich durch eine hohe und über die Jahre stetige Fruchtkörperbildung kennzeichneten, wird die strukturelle Ähnlichkeit dieser drei Beobachtungsflächen deutlich. Alle drei Flächen lagen unter einem von großen Buchen hallenartig aufgebauten, geschlossenen Kronendach und waren dadurch vollkommen und beständig beschattet. In jedem der drei Probekreise war ein hoher Anteil an morschen Buchenästen und Buchenzweigen vorhanden. Demgegenüber wiesen beispielsweise die Dauerbeobachtungsflächen acht und 13, für die nur im Jahr 1998 zahlreiche Fruchtkörperfunde von *Megacollybia platyphylla* zu verzeichnen waren, die Strukturelemente der Beschattung durch Kronenschluß bei gleichzeitig hohem Totholzanteil nicht auf. So war die Dauerbeobachtungsfläche acht zwar mit geeigneter Totholzressource versehen, jedoch aufgrund einer in unmittelbarer Nähe gestürzten Rotbuche direkter lang anhaltender Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Die Dauerbeobachtungsfläche 13 hingegen lag wiederum im Schatten umstehender Rotbuchen. Dieser Kleinstandort kennzeichnete sich jedoch durch einen alten, bereits stark zersetzten Buchenstubben und somit durch eine, gegenüber den anderen drei Flächen abweichende Totholzstruktur.

In den Abbildungen 27 bis 30 sind nochmals jeweils zwei Dauerbeobachtungsflächen mit ihren Unterschieden in den lokalen Strukturelementen gegenübergestellt. In der oberen Reihe sind die Dauerbeobachtungsflächen eins und sieben mit hoher und stetiger *Megacollybia platyphylla*-Fruktifikation, in der unteren Reihe die Flächen acht und 13 mit unstetiger Fruchtkörperbildung angezeigt.

Neben der potentiellen Fruktifikationsperiode im Jahresverlauf ist auch die Fruktifikationsdauer eines einzelnen Pilzfruchtkörpers ein entscheidender Faktor für die Ansiedlungsmöglichkeiten eines Insektes. Die Beobachtungen zeigen, daß sich die agaricoiden Pilzfruchtkörper innerhalb nur weniger Tage sowohl strukturell als auch



Abbildung 19: Fruchtkörper von *Armillaria mellea* agg. im Optimalzustand (Phase 2). Teilstrich 10cm.

6 Tage



Abbildung 20: Dieselben Fruchtkörper sechs Tage später in der Verfallsphase (Phase 3). Teilstrich 10cm.

physiologisch beträchtlich verändern. Die Abbildung 19 zeigt ein Fruchtkörperbüschel von *Armillaria mellea* agg. in der Optimalphase am Stammanlauf einer Fichte. Die selben Fruchtkörper sind in Abbildung 20 nach nur sechs weiteren Tagen dargestellt. Deutlich sind die strukturellen Veränderungen an den Fruchtkörpern zu erkennen. Lichtmikroskopische Untersuchungen der nun schleimig zerfließenden Basidiome zeigten eine hohe durch Bakterien und sekundäre Pilze hervorgerufene Zersetzung des Fruchtkörperplektenchymys. Aufgrund des fortgeschrittenen Verfalls hat das Plektenchym keine Festigkeit mehr. Die Fruchtkörper besitzen keine Stabilität und fallen zusammen, wodurch sie nun noch rascher verfaulen. Neben der strukturellen Zersetzung verändern sich die Fruchtkörper auch physiologisch, was sich allein durch den zunehmenden massiven Fäulnisgeruch bemerkbar macht.

Es erfolgte ebenso eine Betrachtung der Fruktifikationsdauer bei Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Die Tabelle 11 zeigt im ersten Beispiel, daß innerhalb von nur 12 Tagen ein in der Aufschirmphase (Phase 1) befindliches Basidiom in die Verfallsphase (Phase 3) übergang. In der Verfallsphase wies der Fruchtkörper keine Strukturfestigkeit mehr auf, so daß der stark durchweichte Fruchtkörper beim Aufsammeln vollständig zerfiel. Ein weiteres Basidiom war ausgehend vom Stadium der Optimalphase nach sechs Tagen beinahe vollständig zerfallen. Letzte Fruchtkörperreste konnten in der Laubstreu nur durch einen vorher gesetzten Markierungsstab wiedergefunden werden. Mit der Tabelle 28 wird die vorliegende Tabelle 11 im Punkt 3.2.1.3.2.3 nochmals unter dem Aspekt einer differenzierten Käferbesiedlungen in den verschiedenen Alterszuständen der zwei Basidiome aufgegriffen.

Tabelle 11: Betrachtung der Fruchtkörperentwicklungsdauer anhand von zwei Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* in der anfänglichen Alterskategorie Aufschirmphase (Phase 1) bzw. in der anfänglichen Alterskategorie der Optimalphase (Phase 2). Im ersten Fall wies der Fruchtkörper in der Verfallsphase keine feste Struktur mehr auf und zerfiel beim Aufsammeln. Im zweiten Fall war das Basidiom bis auf wenige letzte Fruchtkörperreste fast vollständig verrottet.

<i>Megacollybia platyphylla</i>	Datum	Alterskategorie	Tagesdifferenz
	02.07.98	Aufschirmphase (Phase 1)	12
	14.07.98	Verfallsphase (Phase 3)	
	08.07.98	Optimalphase (Phase 2)	6
	14.07.98	Verfallsphase (Phase 3)	

In einem dritten Beispiel wird die Vergänglichkeit eines *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpers in einer Bildfolge dokumentiert. Ausgehend vom Optimalzustand verfiel der in den Abbildungen 22 bis 24 dokumentierte Fruchtkörper innerhalb von lediglich acht Tagen. Der ursprünglich festfleischige Fruchtkörper (Abbildung 21) zeigte nach drei Tagen (Abbildung 22) ein konkaves Aufrichten des Fruchtkörperhutes. Dieses Aufbiegen des Hutes leitet den nun allmählich erfolgenden und anschließend beständig zunehmenden Verfall des Fruchtkörpers ein (Abbildung 23). Der verfallende Fruchtkörper kennzeichnete sich durch eine vollständig durchweichte Plektenchymstruktur und wies im Lamellenbereich sekundären Pilzbefall auf (*Verticillium* sp). Durch die in der Verfallsphase fehlende Festigkeit im Plektenchym war der im zweiten Bild konkav aufgewölbte Fruchtkörperhut nun zurückgefallen und lag jetzt der Oberfläche des mit Moos bewachsenen Buchenastes auf. Beim Aufheben des Basidioms zerfiel der Fruchtkörper in der Hand.

Im Zusammenhang mit der sich rasch verändernden Struktur der agaricoiden Pilzfruchtkörper ist ein weiterer Punkt anzufügen. Bei der Untersuchung und Aufsammlung der Basidiome fiel ins Auge, das Collembolen, Nacktschnecken, Mäuse und auch größere Säuger wie Rehe, Hirsche und Wildschweine den Basidiomen innerhalb kurzer Zeit erheblichen Schaden zufügen können. Im Herbst war bei günstiger feuchter Witterung eine explosionsartige Besiedlung mit den Collembolen *Hypogastrura armata* (Nicolet) an den Pilzfruchtkörpern zu beobachten. Durch die Fraßstätigkeit der Collembolen wurde das Hymenium und weiteres Fruchtkörperplektenchym in erheblichem Maße zerstört. Starke Schädigungen waren weiterhin bei *Marasmius alliaceus* zu beobachten. Ferner waren im Gelände häufig an den morschen, am Boden liegenden Buchenästen nur noch die starren, dünnen Stiele dieser Pilzart vorzufinden, die Hüte der Pilzfruchtkörper hingegen fehlten. Trittsiegel in der Nähe und die Verbißstruktur des übriggebliebenen Pilzstiels ließen hier auf Rehfraß schließen. Bei *Megacollybia platyphylla* kam es oftmals zu bedeutenden Fraßschäden durch Nacktschnecken (z.B. *Arion* spp.). Ferner zeigte sich, daß Wildschweine durch ihre Wühltätigkeiten im Boden die Basidiome agaricoider Pilze herausreißen und dadurch vom Bodenmyzel abtrennen. Ein beschleunigter Verfall der Fruchtkörper ist die Folge. Die Abbildungen 24 und 25 verdeutlichen die bei *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* häufig zu beobachtenden Schädigungen der Pilzfruchtkörper durch das Einwirken von Säugern beziehungsweise Schnecken.

21.09.1999



3 T. ▼

24.09.1999



5 T. ▼

29.09.1999



Abbildungen 21 bis 23: Dokumentation der Vergänglichkeit eines *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpers. Der in den Niddahängen am 21.09.1999 aufgefundene Fruchtkörper verfiel innerhalb von acht Tagen vom fleischigen Optimalzustand in einen Zustand, in dem das Plektenchym keinerlei Festigkeit mehr aufwies, so daß der Fruchtkörper beim der Aufsammlung vollständig zerfiel. Größter Hutdurchmesser des Fruchtkörpers: 12cm.

Die Untersuchung zeigt, daß agaricoide Pilze sehr differenzierte artspezifische Fruktifikationsmuster besitzen, die zudem von den jeweils herrschenden Witterungsverhältnissen überprägt werden. Im Jahresablauf verfügen die punktuell fruktifizierenden agaricoiden Pilzarten über einen artspezifischen mehr oder weniger langen Zeitabschnitt für eine potentielle Fruktifikation. In diesem Zeitabschnitt, der hier als potentieller Fruktifikationszeitraum bezeichnet wird, bilden sich wiederum art- und zudem witterungsabhängig variable Fenster heraus, in denen es schließlich zur Fruchtkörperbildung der Pilzart kommt. Arten, wie die in dieser Studie untersuchten *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* fruktifizierten über Jahre hinweg mit hoher Ortstreue und Stetigkeit. Im Untersuchungsgebiet waren die Fruchtkörper dieser Pilzarten jedoch sehr selten zu finden. Ihr potentieller Fruktifikationszeitraum ist zeitlich limitiert, so daß diese Pilzarten in einem Jahr an einem Standort lediglich ein einziges Mal fruktifizieren. Die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* traten gleichfalls räumlich punktuell auf, waren aber in den Untersuchungsgebieten weitaus häufiger zu finden und fruktifizierten dabei zumeist gesellig in größeren Fruchtkörperclustern. *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* kennzeichnen sich darüber hinaus durch einen ausgesprochen langandauernden potentiellen Fruktifikationszeitraum. Da eine Fruktifikation jedoch deutlich den Witterungseinflüssen obliegt, war dieser Zeitraum in einzelne Phasen mit hoher, niedriger und ausbleibender Fruchtkörper-

bildung zergliedert. Deswegen kann *Megacollybia platyphylla* in einem Jahr an einem Standort (Fruktifikationscluster) durchaus wiederholt in den einzelnen Fruktifikationsfenstern Basidiome ausbilden. Bei *Megacollybia platyphylla* wurden beachtliche Schwankungen in der jährlichen Stetigkeit der Fruchtkörperbildung in den verschiedenen lokalen



Abbildung 24: Verbißspur an einem Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus*. Der gesamte Hut wurde gefressen, so daß nur noch ein Rest des dünnen Fruchtkörperstiels (Pfeil) vorhanden ist. Teilstrich 5cm.



Abbildung 25: Beginnender Schneckenfraß durch *Arion* sp. an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Teilstrich 8cm.

Fruchtkörperclustern nachgewiesen, die wohl in dieser Ausprägung auch für *Marasmius alliaceus* gelten können.

Gemeinsam ist den agaricoiden Pilzen die kurze, nur wenige Tage andauernde Phase der Präsentation ihrer Basidiome. Die Fruchtkörper durchlaufen in dieser Zeit alle Entwicklungsstadien von der Reifung bis zum Vergehen. Infolgedessen sind am Basidiom die Zeiträume mit konstanten physiologischen Bedingungen eng begrenzt. Tierfraß, Standortbedingungen und auch Witterungseinflüsse können die Fruktifikationszeit weiter verkürzen und sorgen zusätzlich für sich stetig ändernde Bedingungen an den Basidiomen.



Abbildung 26: Dauerbeobachtungsfläche 1 im Naturwaldreservat Schönbuche; Kronenbereich einer gestürzten Rotbuche; Beschattung durch vollständigen Kronenschluß nebenstehender Buchen; Ansicht von Osten; weitere Erläuterungen im Text.



Abbildung 27: Dauerbeobachtungsfläche 7 im Naturwaldreservat Schönbuche; Kronenbereich einer gestürzten Rotbuche; Beschattung durch vollständigen Kronenschluß nebenstehender Buchen; Ansicht von Nord-Nordost; weitere Erläuterungen im Text.



Abbildung 28: Dauerbeobachtungsfläche 8 im Naturwaldreservat Schönbuche; Kronenbereich einer gestürzten Rotbuche; fehlende Beschattung durch fehlenden Kronenschluß; Ansicht von Westen; weitere Erläuterungen im Text.



Abbildung 29: Dauerbeobachtungsfläche 13 im Naturwaldreservat Schönbuche; Buchenstubben; Beschattung durch vollständigen Kronenschluß nebenstehender Buchen; Ansicht von Osten; weitere Erläuterungen im Text.

3.2 Untersuchung der Käferbesiedlung an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*

In diesem Punkt wird die Käferbesiedlung der Fruchtkörper von der Pilzart *Megacollybia platyphylla* untersucht. Zunächst erfolgt ein Überblick über die durchgeführten Exkursionen in den drei Untersuchungsgebieten. Sodann wird die Besiedlung der Fruchtkörper beleuchtet und eine Artenliste der Käfer erstellt. In den nachfolgenden Unterpunkten wird weiterhin auf verschiedene abiotische und biotische Faktoren, die das Besiedlungsverhalten der Käfer am Basidiom beeinflussen können, eingegangen.

Zunächst wird die Käferfauna, die von Fruchtkörpern der Pilzart *Megacollybia platyphylla* gesammelt werden konnte, analysiert. Um einen Überblick über die durchgeführten Fruchtkörperaufsammlungen der Pilzart *Megacollybia platyphylla* zu gewinnen, ist in Tabelle 12 die Anzahl der Exkursionen für die jeweiligen Untersuchungsgebiete und die Anzahl der vorgenommenen Fruchtkörperaufsammlungen dargestellt. Da für *Megacollybia platyphylla* eine lange, mehrmonatige potentielle Fruktifikationsspanne zu verzeichnen war, wurde eine Einteilung dieser Zeitspanne in zwei Kategorien des Sammlungszeitpunktes aufgeteilt. Die erste Aufsammlungsphase bezeichnet die Monate Juni bis Juli und eine zweite die Monate August bis Oktober. Nachfolgend wird die Fruktifikationszeit von Juni-Juli als Fruktifikationskategorie „früh“ und die Fruktifikationsphase August-Oktober als Fruktifikationskategorie „spät“ geführt. Diese Einteilung in die Kategorie „früh“ und die Kategorie „spät“ wird bereits an dieser Stelle berücksichtigt, da in einer späteren Analyse der Einflußfaktor des Sammelzeitpunktes in den entsprechenden Zeitkategorien untersucht wird.

Tabelle 12: Exkursionsanzahlen und Anzahlen der gesammelten Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in ihrer Gesamtheit und aufgeteilt nach den zwei Sammlungszeitpunktkategorien „früh“ und „spät“. n: Anzahl, EXK.: Exkursion, FK-Aufs.: Fruchtkörperaufsammlung, Σ : Summe.

Untersuchungsgebiet	n Exk. „früh“	n FK-Aufs.	n Exk. „spät“	n FK-Aufs.	Σ Exk.	Σ FK-Aufs.
Lahnberge	8	39	9	23	17	62
Niddahänge	3	11	10	26	13	37
Schönbuche	9	102	6	11	15	113
Σ	20	152	25	60	45	212

Tabelle 12 zeigt, daß in einem Untersuchungszeitraum von Sommer 1997 bis Ende Herbst 1999 in den drei Untersuchungsgebieten Lahnberge, Niddahänge und Schönbuche eine vergleichbare Anzahl von Exkursionen durchgeführt wurde. Die Dauer der Exkursionen vor Ort betrug durchschnittlich 5 Stunden. Für das Untersuchungsgebiet Niddahänge unterscheiden sich die Exkursionsanzahlen innerhalb der Kategorien („früh“=3, „spät“=10). In

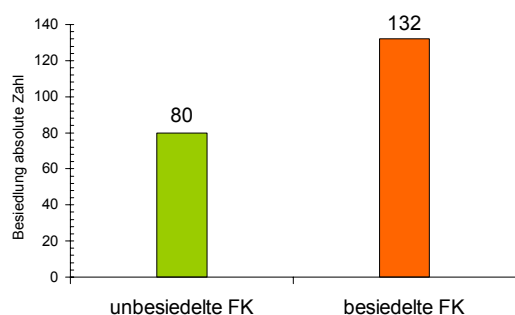


Abbildung 30: Absolute Zahlen der unbesiedelten und mit Käfern besiedelten Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. FK: Fruchtkörper.

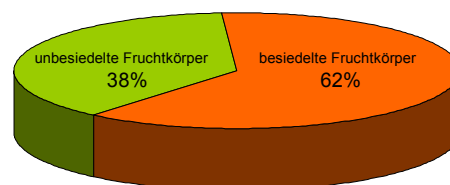


Abbildung 31: Prozentualer Anteil der unbesiedelten und mit Käfern besiedelten Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*.

der Kategorie „früh“ wurden in den Niddahängen weniger Exkursionen als in den Gebieten Lahnberge und Schönbuche durchgeführt. Die Tabelle 12 zeigt auf, daß im Untersuchungszeitraum in den Untersuchungsgebieten unterschiedlich viele Fruchtkörper gesammelt wurden. Insgesamt wurden in 45 durchgeführten Exkursionen 212 Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* aufgesammelt und untersucht.

Die Abbildungen 30 und 31 verdeutlichen die Besiedlung der gesammelten *Megacollybia platyphylla*-Basidiome. Von 212 Basidiomen waren 132 (62%) mit Käfern besiedelt. In Tabelle 13 werden die besiedelnden Käferarten mit ihren jeweiligen Individuenzahlen und ihrer Konstanz aufgelistet. Unter dem in der Ökologie gebräuchlichen Begriff der Konstanz (siehe beispielsweise KRATOCHWIL und SCHWABE, 2001) ist in diesem Zusammenhang die Anzahl der Aufsammlungen, in denen die entsprechende Käferart an den 132 besiedelten Pilzfruchtkörpern angetroffen werden konnte, zu verstehen.

Tabelle 13: Käferarten, die von *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern abgesammelt werden konnten. Neben der jeweiligen Individuenzahl ist die Konstanz in absoluten (N) und in prozentualen Zahlen angegeben.

Nummer	Käferfamilie	Käferart	Konstanz		Anzahl
			N	%	
1	Staphylinidae	<i>Gyrophæna joyioides</i> Wüsth.	97	73,48	4438
2		<i>Gyrophæna gentilis</i> Er.	71	53,79	731
3		<i>Gyrophæna affinis</i> (Sahlb.)	34	25,76	123
4		<i>Gyrophæna angustata</i> Steph.	7	5,3	8
5		<i>Gyrophæna fasciata</i> (Marsh.)	7	5,3	13
6		<i>Gyrophæna minima</i> Er.	7	5,3	9
7		<i>Gyrophæna nana</i> Payk.	7	5,3	27
8		<i>Gyrophæna strictula</i> Er.	1	0,76	1
9		<i>Gyrophæna</i> sp.	1	0,76	1
10		<i>Oxypoda alternans</i> (Grav.)	68	51,52	783
11		<i>Oxypoda amoena</i> Fairm.	1	0,76	1
12		<i>Oxypoda annularis</i> Mannh.	2	1,52	4
13	Staphylinidae	<i>Atheta britanniae</i> Bernhauer	1	0,76	3
14		<i>Atheta castanoptera</i> (Mannh.)	1	0,76	1
15		<i>Atheta crassicornis</i> (F.)	8	6,06	83
16		<i>Atheta dadopora</i> (Ths.)	1	0,76	6
17		<i>Atheta fungi</i> (Grav.)	1	0,76	2
18		<i>Atheta fungicola</i> (Thoms.)	1	0,76	1
19		<i>Atheta gagatina</i> Baudi	4	3,03	6
20		<i>Atheta picipes</i> Thoms.	1	0,76	1
21		<i>Atheta pittionii</i> Scheerp.	4	3,03	16
22		<i>Atheta ravilla</i> (Er.)	1	0,76	3
23		<i>Atheta sodalis</i> (Er.)	6	4,55	47
24		<i>Atheta subtilis</i> (Scriba)	3	2,27	17
25		<i>Atheta</i> spp.	4	3,03	4
26		<i>Bolitobius lunulatus</i> (L.)	9	6,82	45
27		<i>Bolitobius thoracinus</i> (F.)	3	2,27	3
28		<i>Bolitobius trinotatus</i> Er.	2	1,52	2
29		<i>Proteinus atomarius</i> Er.	2	1,52	7
30		<i>Proteinus</i> spp.	5	3,79	17
31	Ptiliidae	<i>Acrotichis intermedia</i> (Gillm.)	1	0,76	4
32		<i>Acrotichis</i> sp.	1	0,76	1
33	Scarabaeidae	<i>Geotrupes stercorosus</i> (Scriba)	1	0,76	1
34	Cholevidae	<i>Nargus velox</i> (Spence)	1	0,76	1
35	Nitidulidae	<i>Cychramus luteus</i> (Fabricius)	1	0,76	2

(Fortsetzung von Tabelle 13)

Nummer	Käferfamilie	Käferart	Konstanz		Anzahl
			n	%	
36	Curculionidae		1	0,76	1
37	Chrysomelidae	<i>Sclerophaedon orbicularis</i> (Suff.)	1	0,76	2
38	Carabidae	<i>Trechus</i> sp.	1	0,76	1
39	Elateridae		2	1,52	2

Aus Tabelle 13 ist ersichtlich, daß auf den 132 mit Käfern besiedelten Fruchtkörpern 39 Käferarten beziehungsweise Käfergruppen vorgefunden wurden. Die Käferfamilie mit den meisten Arten und Individuen war die der Staphylinidae (Kurzflügelkäfer). In der Familie der Staphylinidae verteilten sich die 6381 auf Artniveau determinierten Individuen auf 27 Arten. Die Gattung *Atheta* war mit zwölf Arten und die Gattung *Gyrophæna* mit acht Arten nachzuweisen. Ferner ließ sich noch die Gattung *Oxypoda* mit drei Arten und die Gattung *Bolitobius* ebenfalls mit 3 Arten an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* ausfindig machen. Für die Staphylinidengattung *Proteinus* wurde die Art *Proteinus atomarius* ausgewiesen, weitere Arten dieser Gattung wurden als *Proteinus* spp. zusammengefaßt. Dabei handelte es sich vornehmlich um die hier nicht weiter differenzierten *Proteinus brachypterus* F. und *Proteinus crenulatus* Pand. Neben den Kurzflügelkäfern ließen sich noch acht weitere Käferfamilien finden. Die Käfer dieser Familien waren jedoch an den Basidiomen bei einer Individuenzahl von insgesamt 15 Tieren nur sehr spärlich vertreten.

Weiterhin zeigt die Artenliste, daß die Staphyliniden *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* gegenüber den anderen Käferarten mit höheren Individuenzahlen vorkamen, die lediglich bei *G. affinis* schwächer ausgeprägt waren. Anhand der Abbildungen 32 und Abbildung 33, welche die Dominanz- und die Konstanzwerte der Käfer graphisch darstellen, werden diese Unterschiede im Vorkommen herausgestellt.

Nach den Dominanzkriterien von ENGELMANN (1978) sind nur *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* als „Hauptarten“ anzusehen. Dabei ist *G. joyioides* mit einem Dominanzwert von 69,15% die eudominante Art an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*. *G. gentilis* (11,38%) und *O. alternans* (12,20%) sind hingegen dominante Arten. Die anderen 36 Käferarten sind als „Begleitarten“ einzustufen. Durch die Nichtbesetzung der Dominanzklasse „subdominant“ wird deutlich, daß hinsichtlich der Individuenzahlen der Käfer nach den Arten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* eine deutliche Lücke klafft. Innerhalb der „Begleitarten“ sind nur *G. affinis* (1,92%) und *Atheta crassicornis* (1,29%) als rezedente Arten einzuklassifizieren. Alle weiteren Arten fallen in die Kategorien subrezedent oder sporadisch.

Im Konstanzspektrum, das in Abbildung 33 gezeigt ist, wird ein ähnlicher Sachverhalt offensichtlich. So war *G. joyioides* nicht nur mit höchster Individuenzahl, sondern auch mit höchster Konstanz (73,48 %) an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* vorzufinden gewesen. *G. gentilis* (Konstanzwert, 53,79%) und *O. alternans* (Konstanzwert, 51,52%) siedelten ebenfalls mit hoher Konstanz an den Fruchtkörpern. Es ist auffällig, daß beide Arten

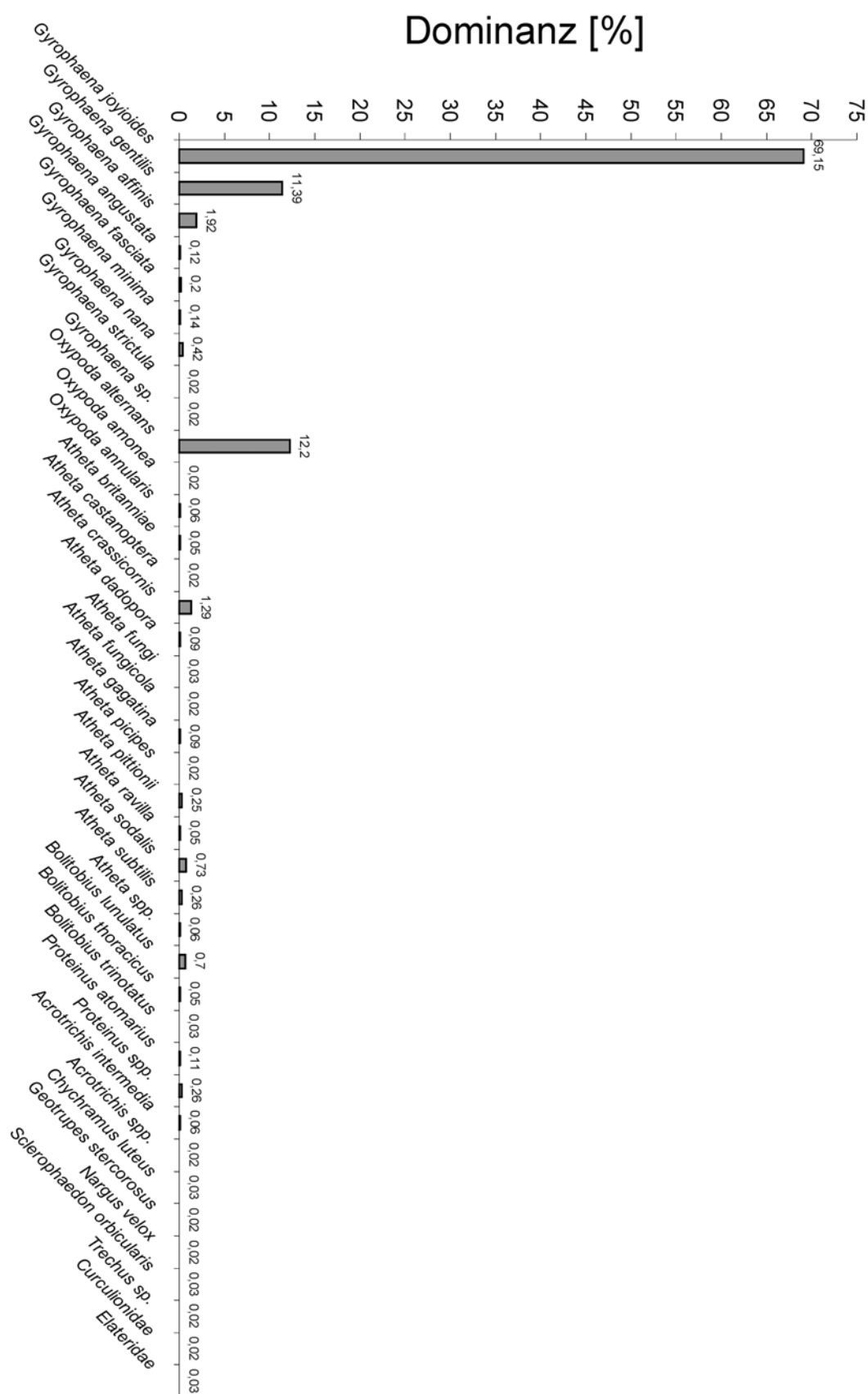




Abbildung 33: Konstanzspektrum, der an *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern vorkommenden Käferarten.

nicht nur im Dominanzspektrum, sondern auch im Konstanzspektrum einen annähernd gleichen prozentualen Anteil aufweisen. Bis auf *G. affinis* (Konstanzwert, 25,76%) haben alle anderen Käferarten einen zumeist deutlich unter zehn Prozent liegenden Anteil im Konstanzspektrum der besiedelten 132 *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper. Für *G. affinis* läßt sich feststellen, daß sich diese Art trotz der Einklassifizierung als rezedente Art mit höherer Konstanz (25,76%) von den besiedelten Basidiomen der Pilzart *Megacollybia platyphylla* absammeln ließ.

Zur Durchführung der weiteren Analysen wurden nur Käferarten mit höherem Dominanzwert und gleichzeitig höherem Konstanzwert herangezogen. Entsprechende Tiere lagen im Konstanzspektrum oberhalb einer gesetzten Grenze von zehn Prozent. Das bedeutet, daß die jeweilige Käferart an mindestens 13 Pilzfruchtkörper der 132 besiedelten Basidiome vorkam. Diese Eigenschaften treffen lediglich für die Arten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* zu. Aus diesem Grund werden für die weitere Auswertung der Daten nur noch diese vier Käferarten berücksichtigt.

Von den insgesamt 132 mit Käfern besiedelten Fruchtkörpern waren 128 Basidiome mit mindestens einem Tier dieser vier ausgewählten Käferarten besiedelt. Somit konnten lediglich an drei Prozent der besiedelten Pilzfruchtkörper kein Individuum dieser vier Käferarten vorgefunden werden. Zur besseren Übersicht sind die Dominanz- und Konstanzspektren für die vier Staphyliniden *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* nochmals in Abbildung A1 und A2 im Anhang dargestellt. *G. joyioides* war die eudominante Art (73,05%) und kam an den 128 mit den vier Käferarten besiedelten Pilzfruchtkörpern in 97 Aufsammlungen (75,8%) vor. *G. gentilis* und *O. alternans* kamen an 71 Basidiomen (55,5%) beziehungsweise 68 (53,1%) der besiedelten Fruchtkörpern vor. Beide Arten sind mit Dominanzwerten von 12,0% und 12,9% als dominante Arten einzustufen. *G. affinis* war in 34 und somit in 26,6% der Fälle an den 128 Fruchtkörpern vorhanden und hat einen Dominanzwert von 2,0%. *G. affinis* ist hier somit nach ENGELMANN (1978) in die Kategorie rezedent einzustufen.

3.2.1 Analyse von Einflußfaktoren auf die Fruchtkörperbesiedlung von *Megacollybia platyphylla* bei den ausgewählten Käferarten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*

In den nachfolgenden Studien wird mit Hilfe statistischer Tests untersucht, in welcher Weise die Besiedlungsgebiete, zeitliche Aspekte, sowie abiotische und biotische Faktoren einen Einfluß auf die Ansiedlung der vier ausgewählten Käferarten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* besaßen. Bevor eine qualitative und quantitative Untersuchung bezüglich dieser Einflußfaktoren durchgeführt wird, gilt es zu überprüfen, ob sich die vier Staphylinidenarten in ihrem Vorkommen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* unterscheiden. Aus diesem Grund wurde zunächst eine einfaktorielle Varianzanalyse mit dem Faktor Käferart (vierfach: *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*) im

Meßwiederholungsdesign durchgeführt. In Tabelle 14 sind die Besiedlungsmittelwerte und Standardabweichungen für die vier Käferarten aufgelistet.

Tabelle 14: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Vorkommens der vier Käferarten an den besiedelten Fruchtkörpern. n: Anzahl der betrachteten Pilzfruchtkörper.

n	Mittelw. G. <i>joyioides</i>	Mittelw. G. <i>gentilis</i>	Mittelw. G. <i>affinis</i>	Mittelw. O. <i>alternans</i>	Std. G. <i>joyioides</i>	Std. G. <i>gentilis</i>	Std. G. <i>affinis</i>	Std. O. <i>alternans</i>
128	34,67	5,71	0,96	6,12	104,85	13,90	2,80	14,54

Das Dominanzspektrum in Abbildung 32 wies bereits deutlich auf Unterschiede in der Individuenzahl der vier Käferarten hin. Die statistische Analyse bestätigt diesen Unterschied der Individuenzahl an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* (Haupteffekt Käferart: $F(3,381)=10,70$; $p(F)<0,01$). Die Hauptanalyse und die Ergebnisse der Einzelvergleiche sind nachfolgend in Tabelle 15 dargestellt.

Tabelle 15: Ergebnis der Hauptanalyse des Unterschiedes im Vorkommen der vier Käferarten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* (Effektfreiheitsgrad = 3, Fehlerfreiheitsgrad = 381) und Ergebnisse der Einzelvergleiche der vier Käferarten. In den letztgenannten Fällen liegt der Effektfreiheitsgrad bei 1 und die Fehlerfreiheitsgrade betragen 127. Zur besseren Übersichtlichkeit sind signifikante Ergebnisse grau unterlegt. In dieser und allen folgenden Tabellen sind Signifikanzniveaus grundsätzlich nur dann ausgewiesen, wenn sie kleiner als 20% sind.

		Mittlere Quadratsumme			
		Effekt	Fehler	F-Wert	Signifikanz p(F)
Haupteffekt Käferart		30291,71	2831,77	10,70	,0001
Kontraste	Vergleich mit	Effekt	Fehler	F-Wert	Signifikanz p(F)
<i>G. joyioides</i>	<i>G. gentilis</i>	107358,20	11261,41	9,53	,0025
	<i>G. affinis</i>	145462,70	10675,88	13,63	,0003
	<i>O. alternans</i>	104367,38	11200,44	9,32	,0028
<i>G. gentilis</i>	<i>G. affinis</i>	2888,00	190,49	15,16	,0002
	<i>O. alternans</i>	21,13	435,52	0,05	
<i>G. affinis</i>	<i>O. alternans</i>	3403,13	217,50	15,65	,0001

Bis auf *G. gentilis* und *O. alternans* unterscheiden sich alle anderen Staphylinidenarten voneinander in ihrem Vorkommen an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Nach dieser Anfangsanalyse werden nachfolgend verschiedene Einflußfaktoren, die eine Käferansiedlung beeinflussen könnten, eingehend studiert.

3.2.1.1 Betrachtung der Einflußgröße Untersuchungsgebiet

Um eine Einschätzung über eine mögliche unterschiedliche Besiedlung in den Sammelgebieten bezüglich der vier ausgewählten Käferarten vorzunehmen, wurde eine zweifaktorielle Varianzanalyse mit dem Gruppierungsfaktor Gebiet (dreistufig: Lahnberge, Niddahänge, Schönbuche) und dem Faktor Käferart (vierstufig: *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis*, *O. alternans*) durchgeführt. Zunächst sind in Tabelle 16 die Mittelwerte des Vorkommens der Käfer in den verschiedenen Untersuchungsgebieten aufgelistet. Der

Tabelle 17 sind die Ergebnisse der statistischen Analyse zu entnehmen. Die Analyse bezieht sich auf das Vorkommen der vier Staphylinidenarten an allen mit mindestens einem dieser Käfer besiedelten Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* (n=128).

Tabelle 16: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Vorkommens der einzelnen Käferarten an besiedelten Fruchtkörpern in den unterschiedlichen Untersuchungsgebieten. n: Anzahl der Pilzfruchtkörper in dem jeweiligen Gebiet.

Waldgebiet	n	Mittelw. G. <i>joyioides</i>	Mittelw. G. <i>gentilis</i>	Mittelw. G. <i>affinis</i>	Mittelw. O. <i>alternans</i>	Std. G. <i>joyioides</i>	Std. G. <i>gentilis</i>	Std. G. <i>affinis</i>	Std. O. <i>alternans</i>
Lahnberge	43	14,37	7,49	0,44	2,00	43,73	15,37	1,48	6,75
Niddahänge	21	16,10	16,90	0,29	4,33	27,22	22,59	0,78	9,61
Schönbuche	64	54,41	0,84	1,53	9,47	140,92	1,39	3,67	18,51

Tabelle 17: Ergebnisse der Hauptanalyse mit den Faktoren Sammelgebiet (Gebiet) und Käferart.

Effekt	Freiheitsgrade		Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler	Effekt	Fehler		
Gebiet	2	125	5961,22	2861,50	2,08	,1288
Käferart	3	375	30291,71	2760,26	10,97	,0009
Gebiet*Käferart	6	375	7301,40	2760,26	2,65	,0705

Die Analyse zeigt, daß sich die mittleren Käferanzahlen in den Sammelgebieten nicht unterscheiden. Auf die Unterschiede im allgemeinen Vorkommen der Käferarten wurde bereits eingegangen¹.

Aufgrund der tendenziellen Signifikanz der Interaktion zwischen dem Gebiet und der Käferart wird in weiteren Analysen das Vorkommen der Käfer in den drei Untersuchungsgebieten getrennt für die jeweilige Art untersucht. Bei dieser Betrachtung ergibt sich ein Effekt des Gebietes sowohl für *G. gentilis* ($F(2,125)=13,22$; $p(F)<0,01$), für *O. alternans* ($F(2,125)=3,74$; $p(F)<0,05$) und tendenziell auch für *G. affinis* ($F(2,125)=2,75$; $p(F)=0,0676$). Zusätzlich zu diesen varianzanalytischen Einzelvergleichen wurde der bezüglich des α -Fehlers konservativere Scheffé-Test zum Vergleich des unterschiedlichen Vorkommens der Tiere in den einzelnen Gebieten vorgenommen. Dieser Vergleich bestätigt jedoch nur für *G. gentilis* einen reliablen Gebietseinfluß ($p < 0,05$). Hier ergibt sich ein höheres Vorkommen in dem Gebiet Niddahänge im Vergleich zu den beiden Gebieten Schönbuche und Lahnberge. Im einzelnen ergab der Scheffé-Test Signifikanzwerte in den Gebietsvergleichen Niddahänge versus Schönbuche und Niddahänge versus Lahnberge von $p<0,05$ und zwischen Schönbuche versus Lahnberge einen Signifikanzwert von $p>0,05$. Die Ergebnisse der Scheffé-Vergleiche und der weitergehenden Analyse sind der Tabelle A1 im Anhang zu entnehmen.

¹ Die abweichenden Werte und die unterschiedlichen Freiheitsgrade der Analysen gehen auf das Gruppierungsdesign und die ungleiche Besetzung der Zellen zurück.

Zusammenfassend läßt sich somit feststellen, daß es im Hinblick auf die drei Sammelgebiete Lahnberge, Niddahänge und Schönbuche nur geringe Divergenzen im Vorkommen der vier betrachteten Staphylinidenarten gibt. Die tendenzielle Interaktion zwischen den Faktoren Gebiet und Käferart läßt sich hauptsächlich auf das divergierende Vorkommen von *G. gentilis* in den drei Untersuchungsgebieten zurückführen. Für das Untersuchungsgebiet Niddahänge war ein erhöhtes Vorkommen von *G. gentilis* gegenüber den Waldgebieten Lahnberge beziehungsweise Schönbuche festzustellen.

3.2.1 2 Betrachtung der Einflußgröße der Zeitkategorien „früh“ und „spät“

Wie bereits erwähnt, besitzt *Megacollybia platyphylla* einen langen mehrmonatigen potentiellen Fruktifikationszeitraum. Diese Zeitspanne entspricht Phasen der Jahreszeiten Frühling bis Herbst und beinhaltet somit deutliche klimatische Unterschiede. Um diesen Zeitraum hinsichtlich des Einflußfaktors Zeit auf die Käferbesiedlung zu beleuchten, wurde die potentielle Fruktifikationszeit in die zwei bereits angeführten Kategorien „früh“ und „spät“ unterteilt und die Ausprägung der Käferbesiedlung in diesen Kategorien analysiert. Der Hintergrund dieser Analyse ist die Überlegung, daß sich die an den Basidiomen einfindenden Staphylinidenarten einer möglichen Konkurrenzsituation entziehen. Sie könnten dabei die lange potentielle Fruktifikationsspanne von *Megacollybia platyphylla* nutzen, indem sie ihre Besiedlungsschwerpunkte zu unterschiedlichen arteigenen Zeitpunkten setzen. Wie bereits bei der Betrachtung des Gebietseffektes wurde eine Varianzanalyse mit den Faktoren Zeit (zweistufig: früh, spät) und Käferart (vierstufig: *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis*, *O. alternans*) durchgeführt, deren Ergebnisse in Tabelle 18 dargelegt sind.

Tabelle 18: Ergebnisse der Hauptanalyse mit den Faktoren Zeitkategorien („früh“ und „spät“) und Käferart.

Effekt	Freiheitsgrade		Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler	Effekt	Fehler		
Zeit	1	126	11971,38	2838,41	4,22	,0421
Käferart	3	378	30291,71	2779,97	10,90	,0009
Zeit*Käferart	3	378	93558,92	2779,97	3,37	,0657

Der angeführte Zeiteffekt geht darauf zurück, daß in der Fruktifikationskategorie „früh“ (Mittelwert: 14,48 Käfer) mehr Käfer an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* aufgefunden wurden als in der Kategorie „spät“ (Mittelwert: 2,93 Käfer). Die Darstellung der Mittelwerte und Standardabweichungen dieser Analyse sind der Tabelle A2 im Anhang zu entnehmen. Die tendenziell signifikante Interaktion der Faktoren Zeit und Käferart wurde nachgegangen, indem das Vorkommen der vier Käferarten zu den beiden Zeitkategorien für jede einzelne Käferart betrachtet wurde. Die Abbildung 34 veranschaulicht das mittlere Vorkommen der vier Staphylinidenarten in den Zeitkategorien „früh“ und „spät“.

O. alternans ($F(1,126)=5,12$; $p(F)<0,05$) wie auch tendenziell *G. joyioides* ($F(1,126)=3,60$; $p(F)=0,0601$) waren eher in der zeitlichen Kategorie „früh“ an den Basidiomen anzutreffen. *G. gentilis* und *G. affinis* zeigten kein differenziertes Vorkommen in den beiden Zeitkategorien

(beide $p(F) > 0,10$). Die vollständigen Ergebnisse dieser Einzelanalysen sind in Tabelle A3 im Anhang zu finden.

Bezüglich einer Auswirkung des Zeitfaktors auf die Käferansiedlung am Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* läßt sich eine allgemein höhere Käferanzahl in der Zeitkategorie „früh“ feststellen. Bei näherer Betrachtung läßt sich dieses Ergebnis jedoch nur für die Käferarten *O. alternans* und in einer Tendenz für *G. joyioides* nachweisen. Die beiden anderen Staphylinidenarten weisen hinsichtlich ihres Vorkommens innerhalb der Jahreseinteilung in die Zeitkategorie „früh“ und „spät“ keinen statistisch nachweisbaren Unterschied auf.

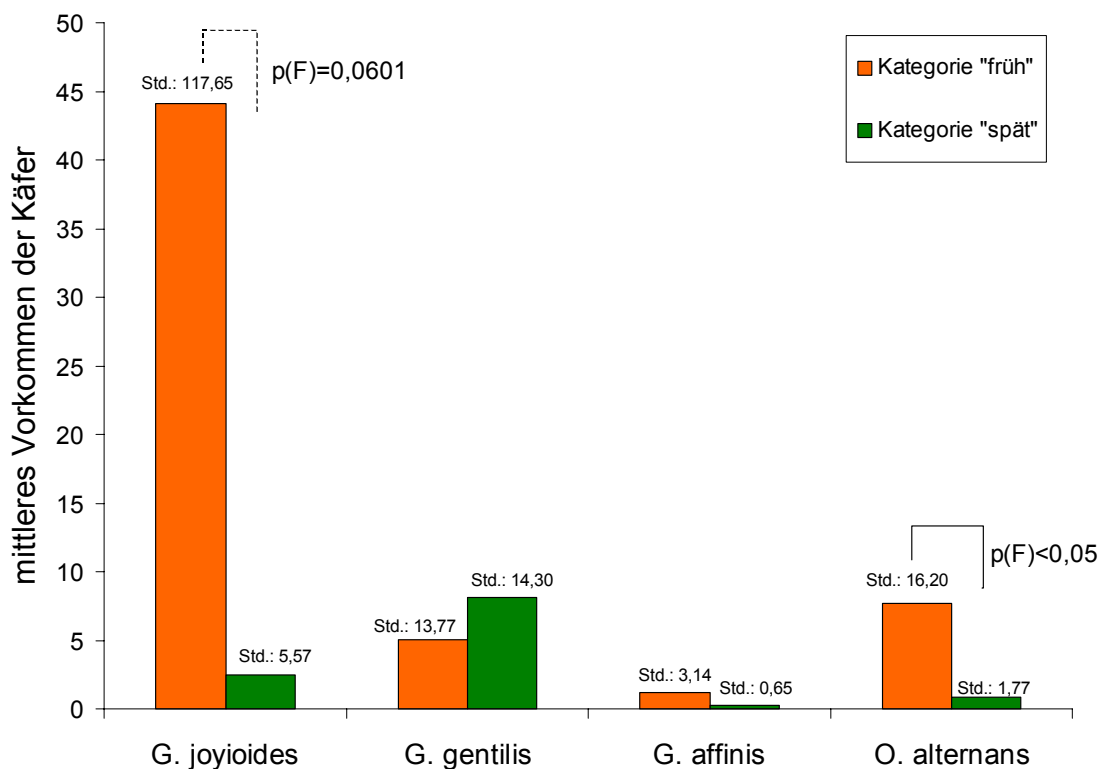


Abbildung 34: Mittlere Individuenzahl der vier Käferarten an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* in den Zeitkategorien „früh“ und „spät“. Std.: Standardabweichung, gestrichelte Linie: Tendenz zur Signifikanz, durchgezogene Linie: Signifikanz.

3.2.1.3 Betrachtung abiotischer und biotischer Faktoren, die eine Käferbesiedlung an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* beeinflussen können

Nachfolgend werden weitere Einflußfaktoren auf die Käferansiedlung der vier ausgewählten Arten an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* näher untersucht. Dabei wird eine Analyse der Ausprägungsstärke des betrachteten Aspektes für besiedelte und nicht besiedelte Basidiomen vorgenommen. Zur Einschätzung des allgemeinen Einflusses der betrachteten abiotischen und biotischen Faktoren werden zuerst die vier Käferarten zusammen untersucht. Um unterschiedliche Einflüsse der betrachteten Faktoren auf die jeweiligen Käferarten zu erfassen, wurde die Analyse in einem zweiten Schritt für die

Käferarten getrennt durchgeführt. Das angewendete Verfahren entspricht einer punktbiseralen Korrelation. Die Prüfgröße wird im F-Wert angegeben. Als besiedelte Pilzfruchtkörper gelten in dieser Untersuchung die Fälle, in denen mindestens ein Käfer der Staphylinidenarten am Basidiom vorkam. Als unbesiedelt sind Fruchtkörper geführt, an denen sich kein Käfer befand. In die Untersuchung flossen nur die Basidiome ein, von denen bezüglich des zu prüfenden Faktors die entsprechenden Daten vorlagen. Ferner wurde für die Einflußgrößen Hutfläche des Pilzfruchtkörpers (Hutfläche), Gewicht des Basidioms (Gewicht), Schneckenfraß am Fruchtkörper (Schneckenfraß) und Dipterenlarvenfraß am Basidiom (Dipterenlarvenfraß) eine Rangkorrelationsanalyse nach Spearman durchgeführt. Neben der qualitativen Beurteilung der Käferansiedlung am Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* (besiedelt – nicht besiedelt) wird durch diese Analyse auch der quantitative Aspekt der Käferansiedlung analysiert, so daß für die untersuchten Faktoren ein umfassender Eindruck der Beeinflussung der Käferansiedlung an den Basidiomen erfolgen kann.

3.2.1.3.1 Betrachtung abiotischer Einflußfaktoren

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung werden die als abiotischen Einflußfaktoren der Käferbesiedlung bezeichneten Größen des Regens, der Hutfläche der Basidiome und des Fruchtkörpergewichtes betrachtet.

3.2.1.3.1.1 Betrachtung des Einflußfaktors Regen

Für den Faktor Regen wurde eine Einteilung in vier Kategorien vorgenommen. Die Kategorien „Null“ bis „Drei“ spiegeln die Stufen von 0: kein Regen bis 3: Starkregen wider. Die Kategorisierung der Regenereignisse ist im Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.3 in Tabelle 2 dargelegt. Die Ergebnisse der durchgeführten Analyse sind in Tabelle 19 aufgeführt. Die mittleren Regenwerte für die Tiere sind der Tabelle A4 im Anhang zu entnehmen. Die Analyse der insgesamt 212 Fruchtkörper zeigt einen Unterschied der Regenwerte zwischen besiedelten und unbesiedelten Basidiomen: Besiedelte Pilzfruchtkörper waren dem Regen (mittlerer Regenwert=0,27) weniger ausgesetzt als unbesiedelte (mittlerer Regenwert=0,75). Bei Betrachtung des Einflußfaktors Regen auf die Käferbesiedlung für die einzelnen Kurzflügelkäfer zeigte sich außer bei der Art *G. affinis* der gleiche Sachverhalt. Die von *G. affinis* besiedelten Pilzfruchtkörper unterscheiden sich in dem Regenwert nicht signifikant von den unbesiedelten.

Die Ergebnisse verdeutlichen, daß besiedelte Pilzfruchtkörper eher dann gesammelt werden konnten, wenn kein oder nur geringer Regeneinfluß vorhanden war. Stärkerer Regen hingegen führte zu einer signifikant höheren Sammelrate von unbesiedelten Fruchtkörpern. Nur die Art *G. affinis* scheint hier durch Regenereignisse bei der Besiedlung der Pilzfruchtkörper nicht reliabel beeinträchtigt zu werden.

Tabelle 19: Effekt des Regens auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper allgemein und getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 210; N=212.

Regeneffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käfer	11,90	0,89	13,38	,0003
<i>G. joyioides</i>	7,14	0,91	7,83	,0056
<i>G. gentilis</i>	9,78	0,90	10,87	,0011
<i>G. affinis</i>	1,51	0,94	1,60	
<i>O. alternans</i>	11,57	0,89	12,99	,0004

3.2.1.3.1.2 Betrachtung des Einflußfaktors Hutfläche

Ein größerer Pilzfruchtkörper besitzt einen höheren Auffälligkeitsgrad als ein kleiner Fruchtkörper. Die Größe der Hutoberfläche bildet ein geeignetes Maß, um die Größe und somit die Auffälligkeit des Pilzfruchtkörpers zu beurteilen. Um zu überprüfen, ob die Hutflächengröße der Pilzfruchtkörper bei einer Besiedlung mit den Käfern einen Einfluß besitzt, wurde die Hutfläche berechnet. Da die Pilzfruchtkörper keinen kreisrunden Hutoberfläche aufweisen, wurde die Fläche näherungsweise anhand der Ellipsenformel aus dem kleinsten und aus dem größten gemessenen Durchmesser des Pilzhutes nach der Formel 1 (siehe Punkt 2.4) bestimmt.

Die Mittelwerte und Standardabweichungen der Hutflächen sind in Tabelle A5 im Anhang dargelegt. Aus den in Tabelle 20 dargestellten Ergebnissen der Analyse geht hervor, daß mit Käfern besiedelte Fruchtkörper im Mittel eine größere Hutfläche ($65,94\text{cm}^2$) aufweisen als unbesiedelte Basidiome ($51,10\text{cm}^2$).

Tabelle 20: Effekt der Hutflächengröße [cm^2] auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper allgemein und getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 195; N=197.

Hutflächeneffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käfer	10461,18	2180,98	4,80	,0297
<i>G. joyioides</i>	24163,56	211071	11,45	,0009
<i>G. gentilis</i>	2546,49	2221,57	1,15	
<i>G. affinis</i>	27968,58	2091,20	13,37	,0003
<i>O. alternans</i>	28133,75	2090,35	13,46	,0003

Dieser Sachverhalt wird auch in den Einzeltieruntersuchungen bestätigt: Die Varianzanalysen zeigen für *G. joyioides*, *G. affinis* und *O. alternans*, daß die mit diesen Käfern besiedelten Basidiome im Mittel größere Hutflächen aufwiesen als nicht mit diesen Insekten besiedelten Fruchtkörper. Es läßt sich feststellen, daß die Hutflächengröße als ein relevanter Einflußfaktor bei der Besiedlung der Fruchtkörper durch die ausgewählten Staphyliniden anzusehen ist. Lediglich bei *G. gentilis* wurden keine signifikanten Unterschiede bei der Hutflächengröße zwischen besiedelten und nicht besiedelten Basidiomen deutlich.

In einer weitergehenden Untersuchung wird nun analysiert, ob es einen möglichen Zusammenhang zwischen einer Zunahme der Hutflächengröße und einer Zunahme der Individuenzahl der betrachteten Käfer am Pilzfruchtkörper gibt. In dieser Untersuchung, die mit dem Spearman-Rangkorrelationstest durchgeführt wird, fließen nur die Pilzfruchtkörper ein, die mit mindestens einem Individuum der zu testenden Tiere besiedelt waren. Ein positiver korrelativer Zusammenhang läßt sich innerhalb der besiedelten Basidiome für *G. joyioides* ($r_s=0,21039$; $p<0,05$) und *O. alternans* ($r_s=0,30988$; $p<0,05$) finden. In beiden Fällen steigt die Besiedlungszahl mit zunehmender Hutfläche. Ein solcher Zusammenhang kann für *G. gentilis* und *G. affinis* nicht nachgewiesen werden (beide p-Werte $>0,7$). Die einzelnen Analyseergebnisse sind im Anhang in Tabelle A6 aufgelistet.

Insgesamt betrachtet zeigt die Analyse, daß die großflächigen Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* signifikant eher von Individuen der vier Käferarten besiedelt werden. Darüber hinaus beeinflusst die Hutflächengröße bei *G. joyioides* und *O. alternans* die an den Fruchtkörpern festzustellende Käferzahl. Die großflächigeren Basidiome sind verstärkt mit Individuen dieser Käfer besiedelt. Somit beeinflusst die Hutflächengröße der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* nicht nur qualitativ, sondern bei *G. joyioides* und *O. alternans* auch quantitativ die Käferbesiedlung am Pilzfruchtkörper. Lediglich für *G. gentilis* läßt sich bezüglich des Einflußfaktors Hutflächengröße in beiden Untersuchungen kein Zusammenhang mit der Besiedlungszahl erkennen.

3.2.1.3.1.3 Betrachtung des Einflußfaktors Fruchtkörpergewicht

Gut wasserversorgtes, turgeszentes Pilzplektenchym verursacht ein hohes Gewicht der Pilzfruchtkörper. Aus diesem Grund muß nicht notwendigerweise ein korrelativer Zusammenhang des Fruchtkörpergewichtes mit der Pilzfruchtkörpergröße (in dieser Studie bestimmt anhand der Hutflächengröße) bestehen. Die Einflußgröße des Pilzfruchtkörpergewichtes auf die Käferbesiedlung wird in den nachfolgenden Analysen beleuchtet. Zunächst wird untersucht, ob die besiedelten Pilzfruchtkörper ein höheres mittleres Gewicht aufwiesen als die Fruchtkörper, die nicht mit Käfern besiedelt waren. Die mittleren Werte des Fruchtkörpergewichtes sind in Tabelle A7 im Anhang aufgeführt. Die Ergebnisse der Varianzanalyse für diesen Einflußfaktor des Fruchtkörpergewichtes sind in der nachfolgenden Tabelle 21 angegeben.

Tabelle 21: Effekt des Fruchtkörpergewichtes [g] auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper allgemein und getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 166; N=168.

Gewichtseffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käfer	27,28	1522,40	0,02	
<i>G. joyioides</i>	759,36	1517,99	0,50	
<i>G. gentilis</i>	65,36	1522,17	0,04	
<i>G. affinis</i>	3895,81	1499,10	2,60	,1088
<i>O. alternans</i>	8933,76	1468,75	6,08	,0147

Die Analyse zeigt, daß für die Einflußgröße des Fruchtkörpergewichtes kein signifikanter Unterschied zwischen besiedelten (34,99g) und nicht mit Käfern besiedelten Fruchtkörpern (35,85g) zu finden war ($p(F)>0,8$). Die Einzelartenanalysen zeigen auch für *G. joyioides* ($p(F)>0,8$), für *G. gentilis* ($p(F)>0,4$) und bei *G. affinis*, wenn auch in diesen Fall tendenziell, ($p(F)=0,11$) keine signifikanten Effekte. Nur für die Art *O. alternans* kann ein signifikanter Effekt ($p(F)<0,05$) beobachtet werden. Für *O. alternans* ergibt sich somit, daß die mit dieser Art besiedelten Basidiome im Mittel ein höheres Gewicht aufwiesen als die unbesiedelten Basidiome.

Auch für die Einflußgröße Fruchtkörpergewicht wird für die besiedelten Fruchtkörper der quantitative Aspekt des Zusammenhangs eines zunehmenden Fruchtkörpergewichtes mit zunehmender Individuenzahl der jeweiligen Käferart untersucht. Die Ergebnisse dieser Spearman-Rang-Korrelation sind in Tabelle A8 im Anhang aufgezeigt. Dabei wird eine signifikant positive Korrelation zwischen zunehmendem Gewicht und zunehmender Individuenzahl bei *O. alternans* ($r_s=0,24560$; $p<0,05$) deutlich. Darüber hinaus läßt sich auch für die Art *G. joyioides* diese positive Korrelation ($r_s=0,33372$; $p<0,01$) feststellen. Für *G. gentilis* und *G. affinis* hingegen ist diese Korrelation bei den besiedelten Fruchtkörpern nicht gegeben ($p>0,7$). Zusammenfassend läßt sich somit feststellen, daß das Fruchtkörpergewicht von *Megacollybia platyphylla* einen relativ geringen Einfluß darauf hat, ob ein Basidiom mit einem der vier ausgewählten Staphylinidenarten besiedelt ist oder nicht. Nur Fruchtkörper, die mit *O. alternans* besiedelt waren, waren im Mittel signifikant schwerer. Bei Betrachtung der besiedelten Pilzfruchtkörper zeigte sich für *O. alternans* auch hinsichtlich des quantitativen Aspektes der Individuenzahl ein signifikanter Einfluß des Fruchtkörpergewichtes. Auch war diese positive Korrelation bei *G. joyioides* festzustellen. Für die Arten *G. gentilis* und *G. affinis* wurden bezüglich der betrachteten Einflußgröße des Fruchtkörpergewichtes keine Unterschiede deutlich.

3.2.1.3.2 Betrachtung biotischer Einflußgrößen

Pilzfruchtkörper können durch den Fraß von Schnecken oder Mäusen erheblich geschädigt werden. Da vor allem der Fraß durch Schnecken die herausragende Rolle bei der Schädigung der Basidiome einnahm, sind im Folgenden alle beobachteten äußeren Fraßschädigungen am Basidiom unter dem Begriff Schneckenfraß zusammengefaßt. Lediglich der im Plektenchym erfolgte Fraß der Larven von Zweiflüglern wird in einer eigenen Analyse berücksichtigt. Die Schädigungen durch Schneckenfraß könnten durch einen beschleunigten Fruchtkörperverfall negative Auswirkungen für eine Käferansiedlung besitzen. Andererseits besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß insbesondere durch den Schneckenfraß aus dem zerstörten Pilzplektenchym ein größerer Anteil flüchtiger Geruchsstoffe freigesetzt wird, die Käfer anlocken können. Das gezielte Auffinden der Fruchtkörper wäre dadurch für die Käfer erleichtert.

3.2.1.3.2.1 Der Einflußfaktor Schneckenfraß

Zunächst wurde überprüft, ob der Schneckenfraß am Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* einen Einfluß auf die Käferansiedlung besitzt. Der am Fruchtkörper festzustellende Schneckenfraß wurde siebenstufig untergliedert. Dabei spiegelt die Kategorie „Null“ keinen Schneckenfraß und die Kategorie „sechs“ sehr starken, die Struktur des Pilzfruchtkörpers zerstörenden Schneckenfraß wider. Die weiteren Kategorieunterteilungen sind Kapitel zwei, Material und Methoden, dem Punkt 2.4 (Tabelle 4) zu entnehmen. Im Anhang in Tabelle A9 sind die jeweiligen Mittelwerte für die in die Analyse einbezogenen Daten dargestellt. Der mittlere Wert der Schneckenfraßkategorien lag bei den nicht mit Käfern der vier ausgewählten Arten besiedelten Fruchtkörpern bei 1,41, bei den besiedelten betrug der Wert 2,10. Es zeigt sich weiterhin, daß Fruchtkörper, die mit Käfern besiedelt waren, im Mittel einen signifikant stärkeren Schneckenfraß aufwiesen. Die Ergebnisse der die Einflußgröße Schneckenfraß betreffenden Varianzanalyse sind in Tabelle 22 ausgewiesen.

Tabelle 22: Effekt des Schneckenfraßes auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper allgemein und getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 196; N=198.

Schneckenfraßeffect	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käfer	20,89	2,05	10,21	,0016
<i>G. joyioides</i>	19,35	2,05	9,42	,0025
<i>G. gentilis</i>	16,10	2,07	7,77	,0058
<i>G. affinis</i>	19,87	2,05	9,68	,0021
<i>O. alternans</i>	1,64	2,15	0,76	

Die Einzelartenanalyse stellt für die Arten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* einen deutlichen Zusammenhang zwischen höherem mittlerem Schneckenfraß und Käferbesiedlung heraus. Allerdings läßt sich für *O. alternans* dieser Einfluß ($p(F) > 0,3$) nicht belegen. Eine weitere Analyse untersucht die Frage, ob die besiedelten Basidiomen eine Korrelation zwischen der zunehmenden Stärke des Schneckenfraßes und einer Zunahme der Individuen der entsprechenden Käferart zeigen. Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Tabelle A10 im Anhang dargelegt. Hier läßt sich für keine der vier Staphylinidenarten ein deutlicher quantitativer Zusammenhang entdecken. Allerdings zeigt *G. gentilis* mit einem Signifikanzniveau von 5,28 Prozent eine ausgeprägte Tendenz zu einer positiven Korrelation zwischen zunehmendem Schneckenfraß und zunehmender Individuenbesiedlung. Insgesamt betrachtet läßt sich feststellen, daß ein Schneckenfraß am Basidiom die Käferbesiedlung nicht von sich aus negativ beeinflusst. Vielmehr wird deutlich, daß einem mäßigen Schneckenfraß eher positive Auswirkungen bei der Ansiedlung der Käfer an den entsprechenden Fruchtkörpern innewohnen.

3.2.1.3.2.2 Der Einflußfaktor Dipterenlarvenfraß

Durch den Fraß der sich durch das Pilzplektenchym bewegenden Dipterenlarven wird der Pilzfruchtkörper in seinen inneren Strukturen geschädigt. Gleichwohl vorwiegend das innere Plektenchym der Fruchtkörper zerstört wird, kann dieser Dipterenlarvenfraß analog dem

vorher aufgeführten Schneckenfraß negative oder aber positive Auswirkung auf die Käferansiedlung besitzen. Die Analyse studiert nun einen Zusammenhang zwischen dem Ereignis der Besiedlung beziehungsweise der Nichtbesiedlung eines Pilzfruchtkörpers durch die vier ausgewählten Käferarten und der Stärke des dabei beobachteten Larvenfraßes der Dipteren. Auch für diese Fraßschädigung wurde eine siebenstufige Kategorienfolge aufgestellt. Dabei entspricht die Kategorie „Null“ keinem Larvenfraß und die Kategorie „sechs“ sehr starkem, die Fruchtkörperstruktur zerstörenden Larvenfraß. Die weiteren Kategoriestufen des Dipterenlarvenfraßes können im Kapitel Material und Methoden im Punkt 2.4 (Tabelle 4) nachgeschlagen werden. Im Anhang in Tabelle A11 sind zunächst die sich aus der Analyse ergebenden Mittelwerte der Fraßkategorien von besiedelten und unbesiedelten Pilzfruchtkörpern wiedergegeben. Die mit Individuen eines der vier Käferarten besiedelten Pilzfruchtkörper waren im Mittel stärker von Dipterenlarvenfraß betroffen als unbesiedelte Basidiome. In der nachfolgenden Tabelle 23 sind die statistischen Ergebnisse dieser Untersuchung aufgezeigt.

Tabelle 23: Effekt des Dipterenlarvenfraßes auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper allgemein und getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 169; N=171.

Dipterenlarvenfraßeffect	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käferarten	29,27	1,83	15,99	,0001
<i>G. joyioides</i>	22,82	1,87	12,21	,0006
<i>G. gentilis</i>	18,05	1,90	9,51	,0024
<i>G. affinis</i>	6,42	1,97	3,27	,0725
<i>O. alternans</i>	1,36	2,00	0,68	

Die Einzeltieranalysen zeigen, daß *G. joyioides* und *G. gentilis* eher an Pilzfruchtkörpern aufgefunden wurden, die im Mittel einen höheren Fraß von Dipterenlarven aufwiesen. Für *G. affinis* zeigt sich eine Tendenz zur Signifikanz, für *O. alternans* ließ sich hingegen hinsichtlich dieses Aspekts kein Einfluß nachweisen.

Bei keinem der vier Kurzflügelkäferarten läßt sich für die besiedelten Basidiome eine Korrelation zwischen zunehmendem Fraß von Dipterenlarven und erhöhter Individuenzahl am Fruchtkörper vorfinden ($p(F) > 0,2$; siehe Tabelle A12 im Anhang). Somit spielt die Stärke des Dipterenlarvenfraßes zwar für *G. joyioides*, *G. gentilis* und tendenziell auch für *G. affinis* bei der Besiedlung der Basidiome eine Rolle, indem stärker befressene Fruchtkörper eher besiedelt sind. Allerdings zeigt sich keine positive Abhängigkeit zwischen der Individuenzahl und der Stärke des Larvenfraßes. Insgesamt läßt sich feststellen, daß neben dem Schneckenfraß auch der Fraß der Dipterenlarven keinesfalls einen unmittelbar negativen Einfluß auf eine Käferansiedlung ausübt.

3.2.1.3.2.3 Der Einflußfaktor Fruchtkörperalter

Als letzter Faktor, der eine Käferansiedlung am Basidiom beeinflussen kann, wird das Fruchtkörperalter untersucht. Wie im Kapitel Material und Methoden, unter Punkt 2.4 nachzulesen, wurden mit Aufschirmphase, Optimalphase und Verfallsphase drei

Alterskategorien definiert. Nachfolgend wird die Besiedlung der Pilzfruchtkörper hinsichtlich der unterschiedlichen Alterskategorien betrachtet. Die Mittelwerte und Standardabweichungen dieser Analyse sind Tabelle A13 im Anhang zu entnehmen. Die in Tabelle 24 dargestellten Ergebnisse der Varianzanalyse verdeutlichen die altersabhängigen Besiedlungsunterschiede.

Tabelle 24: Effekt des Fruchtkörperalters auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 211; N=212.

Fruchtkörperalter	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käferarten	3,07	0,19	16,01	,0001
<i>G. joyioides</i>	3,06	0,19	15,98	,0001
<i>G. gentilis</i>	0,61	0,20	3,00	,0849
<i>G. affinis</i>	0,33	0,20	1,59	
<i>O. alternans</i>	0,56	0,20	2,76	,0981

Die mit *G. joyioides* besiedelten Pilzfruchtkörper weisen einen höheren mittleren Alterswert auf als die nicht besiedelten. Für die Arten *G. gentilis* und *O. alternans* wird dieser Sachverhalt ebenfalls mit einer starken Tendenz bemerkbar. Lediglich für *G. affinis* konnte der Besiedlungsunterschied hinsichtlich der Altersklassifizierung in der Analyse mit $p(F) > 0,2$ auch nicht tendenziell nachgewiesen werden.

Um einen genaueren Einblick in das Besiedungsverhalten der Käfer zu erlangen, wurden nun getrennte Vergleiche der drei unterschiedlichen Alterskategorien vorgenommen. Es wird zunächst der Vergleich der Besiedlung von Basidiomen der Alterskategorien Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) durchgeführt. Bei der Betrachtung der Mittelwerte (siehe Tabelle A14 im Anhang) zeigt sich, daß bei allen vier Käferarten die besiedelten Basidiome im Mittel älter waren als die nicht mit den Käfern besiedelten. In der nachfolgenden Varianzanalyse wird berechnet, ob die Mittelwertsunterschiede der Fruchtkörperbesiedlung im Vergleich der beiden Alterskategorien einen signifikanten Unterschied widerspiegeln. Die Ergebnisse dieser Varianzanalyse sind in der nachfolgenden Tabelle 25 dargestellt.

Tabelle 25: Effekt des Fruchtkörperaltervergleichs zwischen Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 197; N=199.

Fruchtkörperalter	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käferarten	2,59	0,12	21,05	,0001
<i>G. joyioides</i>	2,16	0,13	17,24	,0001
<i>G. gentilis</i>	0,75	0,13	5,66	,0183
<i>G. affinis</i>	0,37	0,13	2,74	,0994
<i>O. alternans</i>	1,31	0,13	10,13	,0017

Die Varianzanalyse des Besiedlungsvergleiches zwischen den Kategorien Aufschirmphase und Optimalphase des Fruchtkörperalters veranschaulicht, daß bei den Arten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* die besiedelten Basidiome signifikant „älter“ waren. Für *G. affinis* kann lediglich eine Tendenz nachgewiesen werden. Aufgrund der Analyse des Kategorievergleiches Aufschirmphase mit Optimalphase ist zusammenfassend die Aussage zu treffen, daß sich innerhalb dieses Vergleiches in der Alterskategorie der Optimalphase verstärkt Käfer an den Basidiomen finden lassen.

Im nächsten Schritt werden die Alterskategorien Aufschirmphase (1) und Verfallsphase (3) miteinander kontrastiert. Im Anhang in Tabelle A15 sind die Mittelwerte und Standardabweichungen dargestellt, die Ergebnisse der Varianzanalyse sind in Tabelle 26 aufgelistet.

Tabelle 26: Effekt des Fruchtkörperaltersvergleichs zwischen Aufschirmphase (1) und Verfallsphase (3) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 43; N=45.

Fruchtkörperalter	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käferarten	1,58	0,18	8,87	,0048
<i>G. joyioides</i>	2,34	0,16	14,53	,0004
<i>G. gentilis</i>	0,27	0,21	1,30	
<i>G. affinis</i>	0,20	0,21	0,93	
<i>O. alternans</i>	0,06	0,21	0,33	

Im Vergleich der Käferbesiedlung der Basidiome der Alterskategorie Aufschirmphase und Verfallsphase ist offensichtlich, daß nur bei *G. joyioides* ein signifikanter Unterschied in der Käferbesiedlung besteht. Die weiteren drei Arten erreichen keine bedeutsamen Unterschiede. Somit gilt, daß bei diesem zweistufigen Vergleich der Käferbesiedlung nur für *G. joyioides* nachgewiesen werden konnte, daß Käfer dieser Art im Vergleich der Alterskategorien Aufschirmphase und Verfallsphase eher an den älteren Basidiomen der Verfallsphase zu finden waren.

Im letzten Vergleich der Alterskategorien wird die Optimalphase mit der Verfallsphase verglichen. Die Ergebnisse der Tabelle A16 im Anhang zeigen bei den Mittelwerten der Alterskategorie zwischen besiedelten und nicht besiedelten Basidiomen nur sehr geringe Abweichungen bei vergleichbaren Standardabweichungen. Lediglich bei *O. alternans* differieren die Werte stärker. So zeigt die Varianzanalyse in diesem Fall eine Tendenz für einen Unterschied in der Besiedlung von Basidiomen der Optimalphase und Verfallsphase (siehe Tabelle 27).

Tabelle 27: Effekt des Fruchtkörperaltervergleichs zwischen Optimalphase (2) und Verfallsphase (3) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper getrennt für die jeweilige Käferart. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 178; N=180.

Fruchtkörperalter	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
alle vier Käferarten	0,003	0,07	0,04	
<i>G. joyioides</i>	0,04	0,07	0,54	
<i>G. gentilis</i>	0,01	0,07	0,21	
<i>G. affinis</i>	0,004	0,07	0,05	
<i>O. alternans</i>	0,17	0,07	2,62	,1074

Diese Tendenz geht jedoch darauf zurück, daß mit *O. alternans* besiedelte Basidiome „jünger“ waren. In dieser zweistufigen Analyse der Alterskategorien Optimalphase und Verfallsphase ist bei *O. alternans* lediglich eine Tendenz dahingehend feststellbar, daß die Alterskategorie Optimalphase gegenüber der Verfallsphase eher mit dieser Staphylinidenart besiedelt war.

Mit der nachfolgenden Tabelle 28, die in Teilen die Tabelle 11 unter Punkt 3.1 wiederholt, wird nochmals vor Augen geführt, wie Altersunterschiede in der Basidiomentwicklung den Besiedlungszustand mit den drei ausgewählten *Gyrophæna*-Arten beeinflussen. Hier spiegeln sich Strukturunterschiede der Basidiome in den einzelnen Fruktifikationsphasen offenkundig auch in der Käferbesiedlung an den Basidiomen wider. Im ersten Fall war das Basidiom von *Megacollybia platyphylla* in der Aufschirmphase nicht besiedelt. In der Verfallsphase ließen sich nun auf dem vergehenden Fruchtkörper 19 *G. joyioides* und eine *G. affinis* vorfinden. Im zweiten Fall ließen sich auf dem in der Optimalphase befindlichen Basidiom eine Besiedlung mit 485 *G. joyioides*, einer *G. gentilis* und drei *G. affinis* ausmachen. In der Verfallsphase als nur noch Fruchtkörperreste in der Laubstreu vorlagen, wurde nach Handauslese nur noch ein Individuum von *G. joyioides* vorgefunden.

Tabelle 28: Teilweise Wiederholung der Tabelle 11 von Punkt 3.1. Betrachtung der Besiedlungsentwicklung mit den drei herausgegriffenen *Gyrophæna*-Arten bei zwei Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* in der Alterskategorie Aufschirmphase (Phase 1) und Verfallsphase (Phase 3) bzw. in der Optimalphase (Phase 2) und Verfallsphase (Phase 3). Im ersten Fall wies der Fruchtkörper keine feste Struktur mehr auf und zerfiel beim Aufsammeln. Im zweiten Fall war das Basidiom bis auf wenige letzte Fruchtkörperreste fast vollständig verrottet.

<i>Megacollybia platyphylla</i>	Datum	Alterskategorie	Tagesdifferenz	<i>G. joyioides</i>	<i>G. gentilis</i>	<i>G. affinis</i>
	02.07.98	Aufschirmphase (Phase 1)	12	0	0	0
	14.07.98	Verfallsphase (Phase 3)		19	0	1
	08.07.98	Optimalphase (Phase 2)	6	485	1	3
	14.07.98	Verfallsphase (Phase 3)		1	0	0

Zusammenfassend läßt sich aus den Analysen der Alterskategorien bei *Megacollybia platyphylla* festhalten, daß bei Betrachtung aller drei Alterskategorien zusammen die besiedelten Basidiome eine im Mittel höhere Alterskategorie aufwiesen. Die weitergehende Analyse der Vergleiche der drei Alterskategorien verdeutlicht, daß ein besonders deutlicher

Unterschied in der Käferbesiedlung zwischen den Alterskategorien Aufschirmphase und Optimalphase besteht, während sich die Optimalphase in der Ausprägung der Käferbesiedlung weniger deutlich von der Zerfallsphase unterscheidet. Im Gegensatz zu den unreifen Fruchtkörpern waren die Basidiome der nachfolgenden Alterskategorien eher mit den untersuchten Käfern besiedelt, wobei die Optimalphase augenscheinlich für die Besiedlung besonders präferiert wird.

3.2.1.4 Betrachtung populationsbiologischer Faktoren bei der Käferansiedlung an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

Nachdem die verschiedenen an *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern vorkommenden Käfer hinsichtlich ihrer Arten, Besiedlungsdominanz und Besiedlungsstetigkeit dargestellt wurden und untersucht wurde, wie verschiedene Faktoren eine Besiedlung der vier dominant und konstant am Fruchtkörper vorkommenden Käferarten beeinflussen können, wird im nächsten Abschnitt die Käferbesiedlung der vier Arten an den Basidiomen bezüglich populationsbiologischer Betrachtungen analysiert. Aus der Besiedlungssituation am Fruchtkörper wurde ein mögliches Aggregationsverhalten der Käfer am Basidiom, die Möglichkeit der Geschlechtspartnerfindung mit entsprechendem Geschlechterverhältnis und die Konkurrenzsituation bei den vier ausgewählten Staphylinidenarten untersucht.

3.2.1.4.1 Aggregation

Zunächst wird ein mögliches aggregierendes Verhalten der jeweiligen Käferart an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* analysiert. In den nachfolgenden Abbildungen 35 bis 38 ist die Häufigkeit des Ereignisses, mit der die betrachtete Käferart mit entsprechender Anzahl am Basidiom vorgefunden werden konnte, aufgeführt. In die Abbildungen ist überdies ein Histogramm eingetragen, das auf einer reinen Zufallsverteilung der jeweiligen Käferart auf den Pilzfruchtkörpern basiert. Die Zufallsverteilung wurde bei gegebener Anzahl der Pilzfruchtkörper und Käferindividuen mittels einer Monte Carlo Studie (Anzahl der Durchläufe: 10000) ermittelt. Die Werte der Zufallsverteilung repräsentieren eine Binominalverteilung mit nachfolgender Binominalformel:

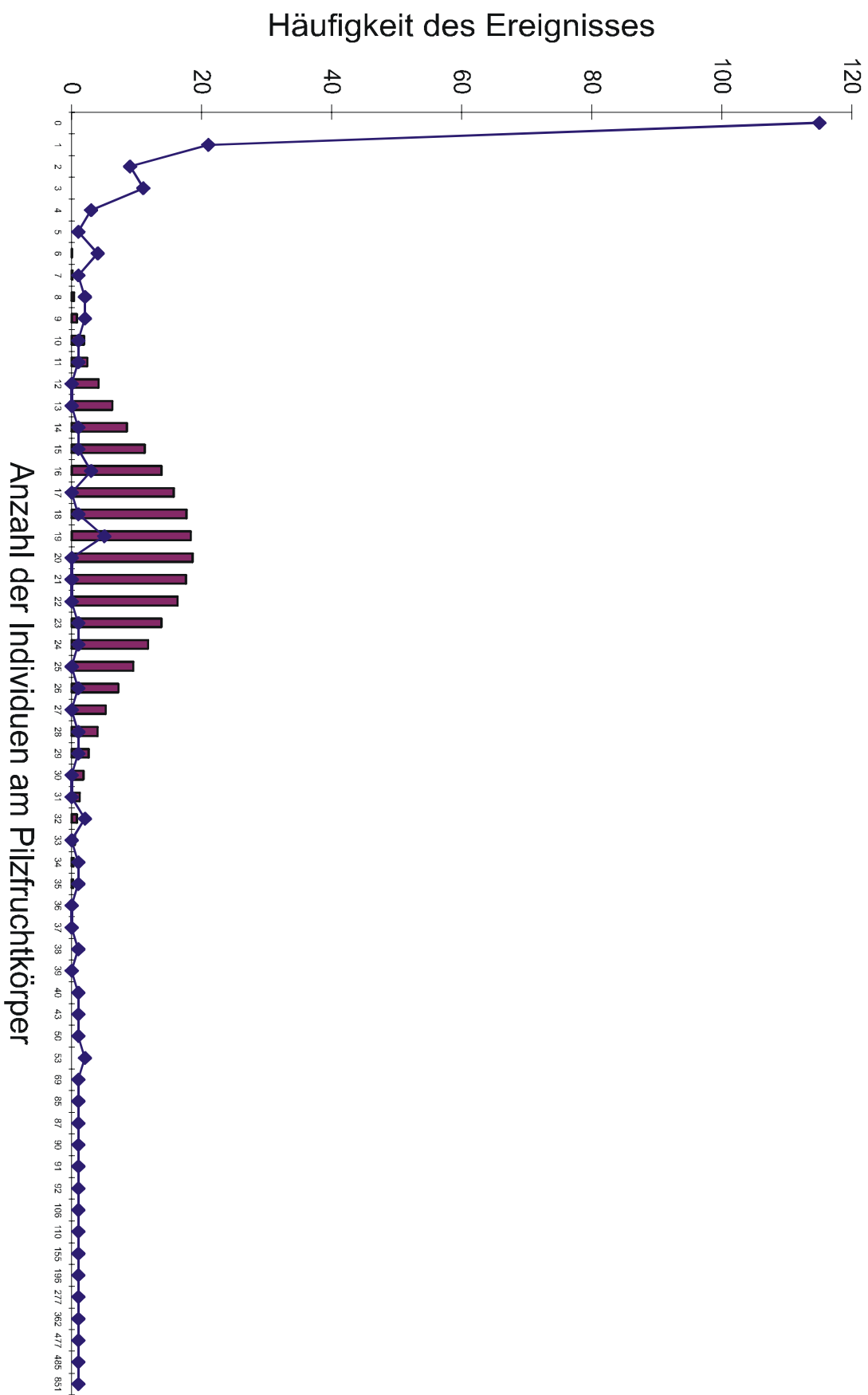
$$p(a,w,n) = \frac{\left(\frac{w!}{n! \cdot (w-n)!} \right) \cdot (a-1)^{(w-n)}}{a^w} \quad \text{Formel 3}$$

Es gilt: $p(a,w,n)$: Wahrscheinlichkeit in Abhängigkeit von a , w und n ; a : Anzahl der Pilzfruchtkörper; w : Gesamtzahl der Individuen der betrachteten Käferart; n : Anzahl Käferindividuen am Basidiom (0,1,2,3,4...).

Durch den Vergleich der beobachteten Käferverteilung mit der computergenerierten Zufallsverteilung lassen sich Rückschlüsse über ein mögliches Aggregationsverhalten der Käferarten ziehen. Bei allen vier Käferarten unterscheiden sich die Graphen, die die beobachtete Käferverteilung repräsentieren, von den die Zufallsverteilung der Käfer

darstellenden Histogrammen. Dieser Unterschied ist bei *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* deutlich ausgeprägt. Bei *G. affinis* ist dieser Unterschied schwächer ausgebildet, aber nichtsdestotrotz noch erkennbar. Die Unterschiede zwischen beobachteter und zufälliger Verteilung lassen sich darauf zurückführen, daß sichtlich mehr Pilzfruchtkörper nicht von Käfern besiedelt waren, als dies bei einer völlig unabhängigen Verteilung der Käferindividuen auf die Basidiome zu erwarten gewesen wäre. Darüber hinaus waren eine ganze Anzahl von Pilzfruchtkörpern mit einer wesentlich höheren Anzahl von Käferindividuen besiedelt, als dies bei einer reinen Zufallsverteilung zu erwarten gewesen wäre.

Aus den dargestellten Sachverhalten wird deutlich, daß die Käferarten in ihrer zu beobachtenden Individuenzahl an den Pilzfruchtkörpern eine ausgeprägte Heterogenität aufweisen. Die Käfer stellen sich nicht zufällig und voneinander unabhängig an den Pilzfruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* ein, sondern sammeln sich aggregierend an bestimmten Basidiomen.



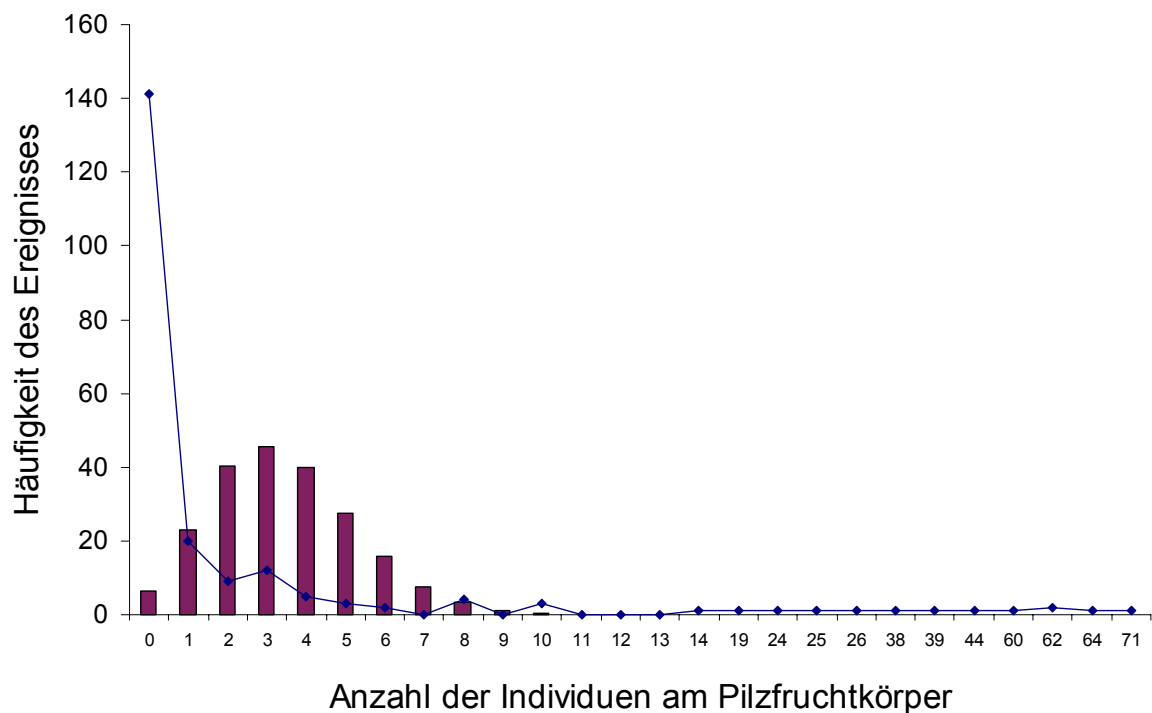


Abbildung 36: Beobachtete Käferverteilung von *G. gentilis* (durchgezogener Graph) an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* verglichen mit einer über eine Monte-Carlo-Studie ermittelten Zufallsverteilung (Säulen). Es gilt zu beachten, daß die Abszisse nach der Anzahl 14 nicht kontinuierlich, sondern nach den ab hier einzeln vorliegenden Datenpunkten aufgebaut ist.

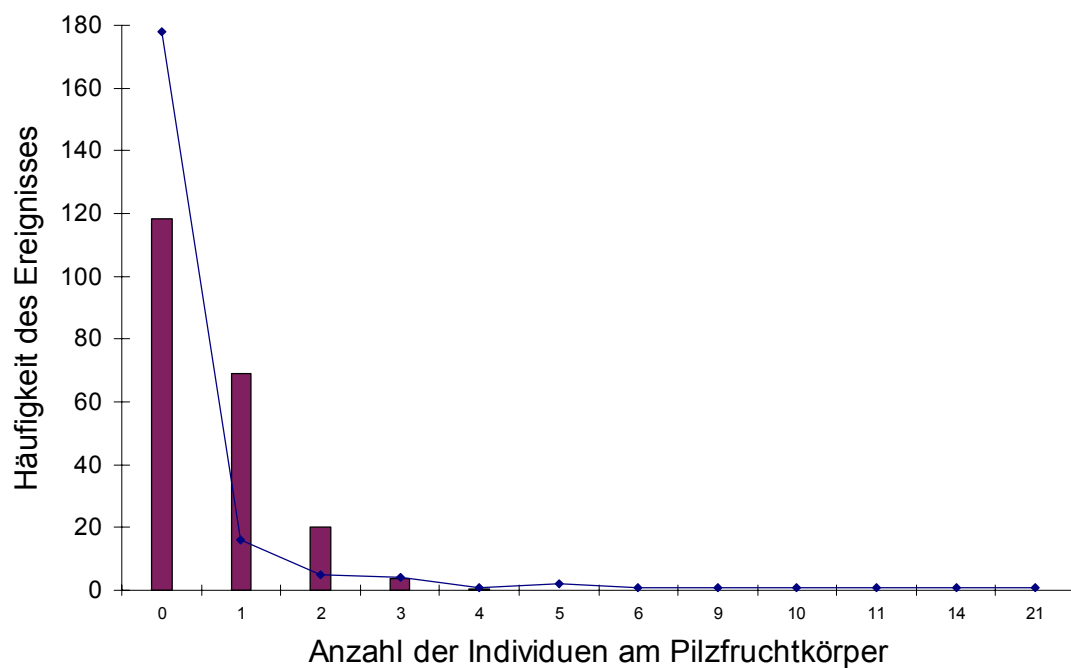


Abbildung 37: Beobachtete Käferverteilung von *G. affinis* (durchgezogener Graph) an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* verglichen mit einer über eine Monte-Carlo-Studie ermittelten Zufallsverteilung (Säulen). Es gilt zu beachten, daß die Abszisse nach der Anzahl 6 nicht kontinuierlich, sondern nach den ab hier einzeln vorliegenden Datenpunkten aufgebaut ist.

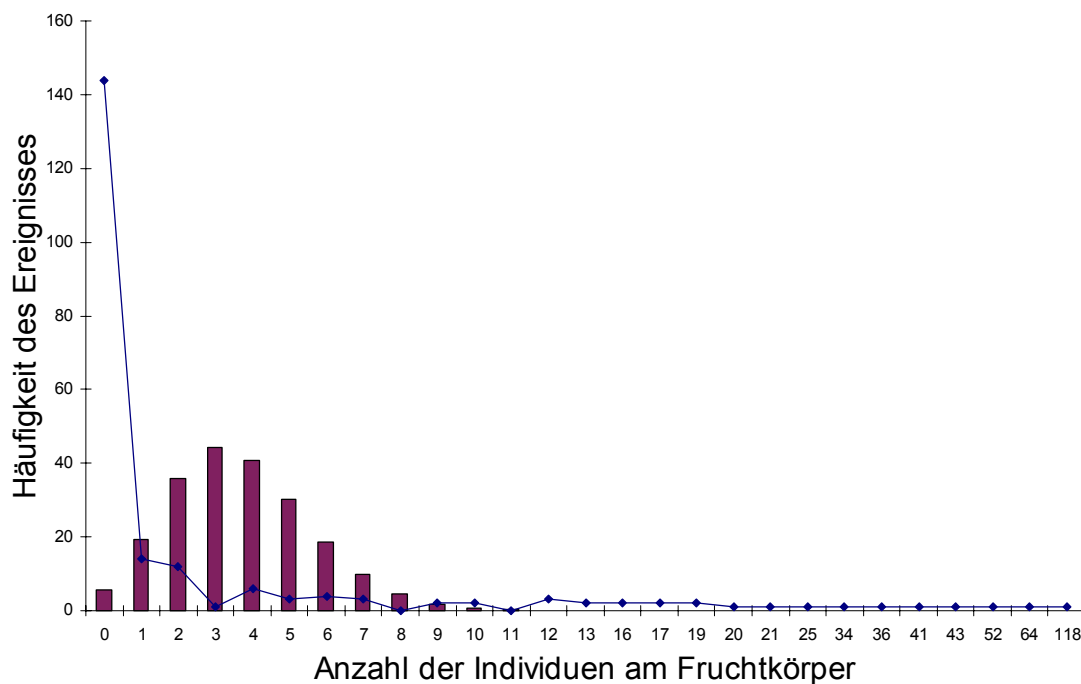


Abbildung 38: Beobachtete Käferverteilung von *O. alternans* (durchgezogener Graph) an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* verglichen mit einer über eine Monte-Carlo-Studie ermittelten Zufallsverteilung (Säulen). Es gilt zu beachten, daß die Abszisse nach der Anzahl 13 nicht kontinuierlich, sondern nach den ab hier einzeln vorliegenden Datenpunkten aufgebaut ist.

3.2.1.4.2 Konkurrenz

In einem weiteren Schritt gilt es zu beleuchten, ob innerhalb der vier ausgewählten Staphylinidenarten eine interspezifische Konkurrenz an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* beobachtbar war. Es wird untersucht, ob Basidiome aufgrund ihrer Besiedlung durch eine Käferart weiterhin Attraktivität auch für die weiteren Käferarten aufwiesen, oder ob sie vielmehr nun von den anderen Käferarten gemieden werden. Die Besiedlung der Fruchtkörper durch eine Käferart hätte dann eine Attraktionsabnahme für die weiteren Käferarten zur Folge.

3.2.1.3.2.1 Qualitative Konkurrenzanalyse

Zur Überprüfung eines möglichen Einflusses eines interspezifischen Konkurrenzausschlusses werden die vier Kurzflügelkäferarten in einem Chi-Quadrat-Test im Hinblick auf ihr Besiedlungsverhalten an den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern untersucht. Unter Anwendung dieses Verfahrens können bedeutsame Abweichungen der Besiedlung von erwarteten Besiedlungshäufigkeiten eingeschätzt werden. Die erwarteten Häufigkeiten werden aufgrund der beobachteten Käferanzahlen an besiedelten versus nicht besiedelten Pilzen gewonnenen. Entsprechen die beobachteten nicht den erwarteten Häufigkeiten, so kann ein Zusammenhang im Besiedlungsverhalten einer Käferart mit der gegenübergestellten anderen Käferart hergestellt werden. Unter der Annahme eines interspezifischen Konkurrenzausschlusses der Arten sollte es bei besiedelten Basidiomen zu einer verminderten beobachteten Besiedlung im Vergleich zu der erwarteten Besiedlung für

die zweite Käferart kommen. Ein gegenläufiger Effekt, d.h., eine unerwartet intensive Basidiombesiedlung durch die Vergleichsart, spricht hingegen gegen ein Prinzip des interspezifischen qualitativen Konkurrenzausschlusses zwischen den betrachteten Käferarten. Die jeweiligen Gegenüberstellungen der Kurzflügelkäfer sind im Anhang in Form von sechs Kreuztabellen (Tabelle A17 bis Tabelle A22) dargelegt. Dabei werden die beobachteten Besiedlungshäufigkeiten den im Test erwarteten Besiedlungshäufigkeiten gegenübergestellt. Die Ergebnisse der Chi-Quadrat-Tests für die entsprechenden Einzelvergleiche zwischen den vier Käferarten sind gleichfalls im Anhang in Tabelle A23 dargelegt.

Da die Analysen zeigen, daß sich die Ergebnisse der Chi-Quadrat-Tests und die Datenmuster in den Kreuztabellen bei den Einzeluntersuchungen der sechs jeweiligen Käferpaarungen in gleicher Weise verhalten, werden die Ergebnisse hier zusammenfassend besprochen. Der Chi-Quadrat-Test für den Vergleich der jeweiligen Käferartenpaarungen weist in allen sechs Fällen einen Unterschied zwischen erwarteter und beobachteter Frequenz für besiedelte und nicht besiedelte Basidiome von *Megacollybia platyphylla* nach (in allen sechs Fällen $p < 0,01$). Allerdings zeigen sich in allen Fällen negative Abweichungen bei den beobachteten Besiedlungsfrequenzen der zweiten Käferart, wenn die Basidiome auch von der ersten Käferart nicht besiedelt waren. Zudem war eine positive Abweichung zwischen erwarteten und beobachteten Besiedlungsfrequenzen dann zu beobachten, wenn beide Arten am Pilz siedelten. Bei einem interspezifischen Konkurrenzausschluß hätte hingegen in den Fällen, in denen nur eine Art der Artenpaarung am Basidiom siedelte, zu einer positiven Abweichung ihrer Besiedlungsfrequenzen führen müssen. Wären jedoch beide Käferarten am Pilzfruchtkörper zu finden gewesen, hätte bei vorhandenem interspezifischen Konkurrenzausschluß die Besiedlungsfrequenz hinter den zu erwarteten Werten zurück bleiben müssen. Die Analysen verdeutlichen aber in keinem Fall eine Abnahme in der Besiedlungsfrequenz der einen Käferart durch die Anwesenheit einer der anderen drei Käferarten. Somit spricht das Ergebnis der Auswertung dafür, daß die zur Besiedlung geeigneten Pilzfruchtkörper für die Käfer eine allgemeine Attraktivität aufweisen. Ohne qualitativ nachweisbaren interspezifischen Konkurrenzausschluß werden diese Fruchtkörper von den betrachteten vier Staphylinidenarten nebeneinander besiedelt.

3.2.1.4.2.2 Quantitative Konkurrenzanalyse

In einer weiteren Analyse wird nun untersucht, inwieweit die Individuenzahl einer Käferart einen Einfluß auf die Individuenzahlen der Vergleichsart ausübt. In dieser Form wird die Konkurrenzsituation der vier Käferarten an *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern in einem quantitativen Aspekt überprüft. Eine Käferart, die mit hoher Individuendichte Pilzfruchtkörper besiedelt, könnte die Ansiedlung artfremder Käferarten auskonkurrieren. Um dieser These nachzugehen, wird jeweils eine Käferart als Referenzart herausgegriffen. Nun erfolgt eine Einteilung anhand einer Besetzung der einzelnen Häufigkeitsereignisse der Besiedlungszahlen des Insektes in annähernd drei gleichzählige Kategorieeinheiten. In den drei vergleichbar besetzten Häufigkeitsereignissen der Individuenzahlen am Basidiom, entspricht die Kategorie A einer niedrigen Käferindividuenzahl, die Kategorie B einer mittleren Individuenzahl und die Kategorie C einer hohen Individuenzahl der jeweiligen Referenzart. Die

Individuenzahlen der drei anderen Käferarten werden entsprechend der Kategoriegliederung der Referenzart den drei Gruppen zugeordnet. In einer Varianzanalyse wird untersucht, ob sich die mittleren Individuenzahlen der zugeordneten Käferarten in den drei gebildeten Kategorieinheiten (A, B und C) unterscheiden. Da sich die Dreiteilung der Häufigkeitsfrequenz nicht exakt vornehmen ließ, kam es teilweise zu unterschiedlichen Werten bei der Besetzung der Zellen.

Um die Unterschiede zwischen den drei Kategorien zu erfassen, wurden zusätzlich zu der Hauptanalyse Scheffé-Einzelvergleiche durchgeführt. In den Tabellen 29 bis 32 sind die Ergebnisse für die jeweilige Referenzart der Kurzflügelkäfer dargestellt. Die zu dieser Analyse gehörenden Mittelwerte und Standardabweichungen sind im Anhang in den Tabellen A24 bis A27 aufgeführt.

Tabelle 29: Ergebnisse der Varianzanalyse der Konkurrenz von *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* bezogen auf die Referenzart *G. joyioides*. Die Effektfreiheitsgrade betragen zwei, die Fehlerfreiheitsgrade 94. Im Scheffé-Test wurden die zu analysierenden Käferarten aufgeteilt nach den drei Individuenkategorien der Referenzart und hinsichtlich Unterschiede in ihren Individuenzahlen in den drei Kategorien untersucht. Für die Referenzart gelten die drei Individuenkategorien: A: 1-2 Käfer, B: 3-18 Käfer, C: mehr als 18 Käfer am Basidiom.

Konkurrenz <i>G. joyioides</i>	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)	Scheffé-Test
	Effekt	Fehler			
<i>G. gentilis</i>	435,18	242,34	1,80	,1716	kein Effekt
<i>G. affinis</i>	29,75	9,62	3,09	,0501	Tendenz (A<C)
<i>O. alternans</i>	750,78	259,40	2,89	,0603	Tendenz (AC)

Für die Konkurrenzsituation bezogen auf die Referenzart *G. joyioides* zeigt die Varianzanalyse bei *G. gentilis* keinen deutlichen Unterschied in der Individuenzahl innerhalb der nach der Referenzart gebildeten drei Kategorieeinteilungen. Für die Arten *G. affinis* und *O. alternans* ergeben sich Tendenzen dahingehend, daß sich die Individuenzahlen innerhalb der drei Kategorien unterscheiden. Der nachfolgende konservativere Scheffé-Test bestätigt diese Tendenzen. Bei *G. affinis* ergibt sich tendenziell eine niedrigere mittlere Individuenzahl in der Kategorie A ($\bar{x}=0,17$) im Vergleich mit der Individuenzahl der Kategorie C ($\bar{x}=2,09$; Std.=4,40). Für die Art *O. alternans* liegt die mittlere Individuenzahl in der Kategorie C ($\bar{x}=6,03$; Std.=13,20) tendenziell höher als die in der Kategorie B ($\bar{x}=12,19$; Std.=23,91), jedoch liegt die mittlere Individuenzahl in der Kategorie A ($\bar{x}=2,50$; Std.=5,05) im Vergleich zur Kategorie B wieder tiefer.

Die Tabelle 30 zeigt die Konkurrenzverhältnisse der Kurzflügelkäfer *G. joyioides*, *G. affinis* und *O. alternans* gegenüber der Referenzart *G. gentilis*.

Tabelle 30: Ergebnisse der Varianzanalyse der Konkurrenz von *G. joyioides*, *G. affinis* und *O. alternans* bezogen auf die Referenzart *G. gentilis*. Die Effektfreiheitsgrade betragen zwei, die Fehlerfreiheitsgrad 68. Im Scheffé-Test wurden die zu analysierenden Käferarten nach den drei Kategorien der Referenzart aufgeteilt und hinsichtlich Unterschiede in ihren Individuenzahlen untersucht. Für die Referenzart gelten die drei Individuenkategorien: A: 1-2 Käfer, B: 3-5 Käfer, C: mehr als 5 Käfer am Basidiom.

Konkurrenz <i>G. gentilis</i>	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)	Scheffé-Test
	Effekt	Fehler			
<i>G. joyioides</i>	4882,67	15973,08	0,31		kein Effekt
<i>G. affinis</i>	22,99	11,57	1,99	,1449	kein Effekt
<i>O. alternans</i>	11,67	119,08	0,10		kein Effekt

Bezogen auf die Referenzart *G. gentilis* ließ sich bei keiner der drei Staphylinidenarten Unterschiede der Individuenzahl in den drei Kategorien feststellen. Die Signifikanzwerte lagen bei dieser Untersuchung zwischen 0,14 und 0,91. Der Scheffé-Test zeigt dementsprechend erwartungsgemäß keine Unterschiede der Individuenzahl in den Kategorien A, B und C.

Wird in dieser Analyse die Art *G. affinis* als Referenzart herangezogen, so ergibt sich das in Tabelle 31 aufgezeigte Ergebnis:

Tabelle 31: Ergebnisse der Varianzanalyse der Konkurrenz von *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* bezogen auf die Referenzart *G. affinis*. Die Effektfreiheitsgrade betragen zwei, die Fehlerfreiheitsgrad 31. Im Scheffé-Test wurden die zu analysierenden Käferarten nach den drei Kategorien der Referenzart aufgeteilt und hinsichtlich Unterschiede in ihren Individuenzahlen untersucht. Für die Referenzart gelten die drei Individuenkategorien: A: 1 Käfer, B: 2-3 Käfer, C: mehr als 3 Käfer am Basidiom.

Konkurrenz <i>G. affinis</i>	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)	Scheffé-Test
	Effekt	Fehler			
<i>G. joyioides</i>	80467,44	32280,28	2,49	,0991	kein Effekt
<i>G. affinis</i>	692,97	446,59	1,55		kein Effekt
<i>O. alternans</i>	511,37	523,88	0,98		kein Effekt

Es ergeben sich bei den anderen drei Käferarten keine signifikanten Unterschiede der Individuenzahlen in den gebildeten Kategorien von *G. affinis*. Lediglich die Art *G. joyioides* zeigt in der Varianzanalyse eine leichte Tendenz zu unterschiedlichen Individuenzahlen in den drei nach *G. affinis* gebildeten Kategorien. Jedoch werden durch die Scheffé-Tests auch für diese Fälle keine signifikanten Unterschiede aufgezeigt.

Im letzten Fall wird nun als Referenzart *O. alternans* herausgegriffen und die übrigen drei Kurzflügelkäferarten hinsichtlich möglicher Unterschiede der Individuenzahl der nach *O. alternans* gebildeten Kategorien analysiert. Tabelle 32 spiegelt die Ergebnisse der Varianzanalyse und der Scheffé-Tests wider.

Tabelle 32: Ergebnisse der Varianzanalyse der Konkurrenz von *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* bezogen auf die Referenzart *O. alternans*. Die Effektfreiheitsgrade betragen zwei, die Fehlerfreiheitsgrad 65. Im Scheffé-Test wurden die zu analysierenden Käferarten nach den drei Kategorien der Referenzart aufgeteilt und hinsichtlich Unterschiede in ihren Individuenzahlen untersucht. Für die Referenzart gelten die drei Individuenkategorien: A: 1-2 Käfer, B: 3-10 Käfer, C: mehr als 10 Käfer am Basidiom.

Konkurrenz <i>O. alternans</i>	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)	Scheffé-Test
	Effekt	Fehler			
<i>G. joyioides</i>	2773,16	3266,42	0,85		kein Effekt
<i>G. gentilis</i>	59,55	43,56	1,37		kein Effekt
<i>G. affinis</i>	1,19	10,63	0,11		kein Effekt

Die in Tabelle 32 gezeigten Ergebnisse legen dar, daß sich nach der Kategorieeinteilung der Referenzart *O. alternans* für keine der anderen drei Arten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* Unterschiede der Individuenzahl in den aufgestellten Einteilungen finden lassen. In allen Fällen haben die Signifikanzniveaus Werte von $p(F) > 0,2$. Der Scheffé-Test zeigt folgerichtig gleichfalls bei den Vergleichsarten keine Unterschiede zwischen den Individuenzahlen in den drei nach der Referenzart gebildeten Kategorien.

Durch diese Analysen wird deutlich, daß die Mittelwerte bei den Individuenzahlen der nach den drei annähernd gleichanteiligen Kategoriestufen der jeweiligen Referenzarten gegliederten drei anderen Käferarten zwar offenkundig schwanken (siehe Mittelwertstabellen A24 bis A27 im Anhang), letztlich jedoch keine signifikanten Unterschiede bei der Individuenzahl in den drei Kategorien nachzuweisen sind. Eine geringe, mittlere oder eine hohe Anzahl der Referenzkäferart führt somit bei den anderen Arten zu keiner signifikanten Verschiebung ihrer nach drei Kategorien gemittelten Individuenzahlen. Ein tendenzieller Unterschied, der sich beispielsweise bei der Referenzart *G. joyioides* für die Art *G. affinis* ergeben hat, läßt sich sogar darauf zurückführen, daß bei hohen Besiedlungszahlen der Referenzart ebenfalls im Durchschnitt vermehrt Individuen von *G. affinis* am Basidiom auftraten (siehe Mittelwertstabellen A24 bis A27 im Anhang). Ebenfalls eine Tendenz für differierende Individuenzahlen trat bei *O. alternans* bezogen auf die Kategoriegruppen der Referenzart *G. joyioides* auf. Allerdings war dieser Befund durch die im Vergleich der Kategorien zunächst ansteigende, dann jedoch wieder abfallende mittlere Individuenzahl indifferent. Eine interspezifische Konkurrenzsituation bei der Besiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* konnte bei den Individuen der vier Käferarten in den obigen Analysen somit nicht nachgewiesen werden.

3.2.1.4.3 Geschlechterverhältnis

Es wurde gezeigt, daß die vier Käferarten aggregierend an Pilzfruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* zusammenkommen. Eine Wirkung interspezifische Konkurrenz wurde bei der Basidiombesiedlung nicht nachgewiesen. Es bleibt zu untersuchen, in welchen Geschlechterverhältnissen sich die vier Kurzflügelkäferarten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* an den Basidiomen der Pilzart *Megacollybia platyphylla* einfinden. Eine gleichmäßige 1:1-Verteilung zwischen männlichen und weiblichen Käfern der

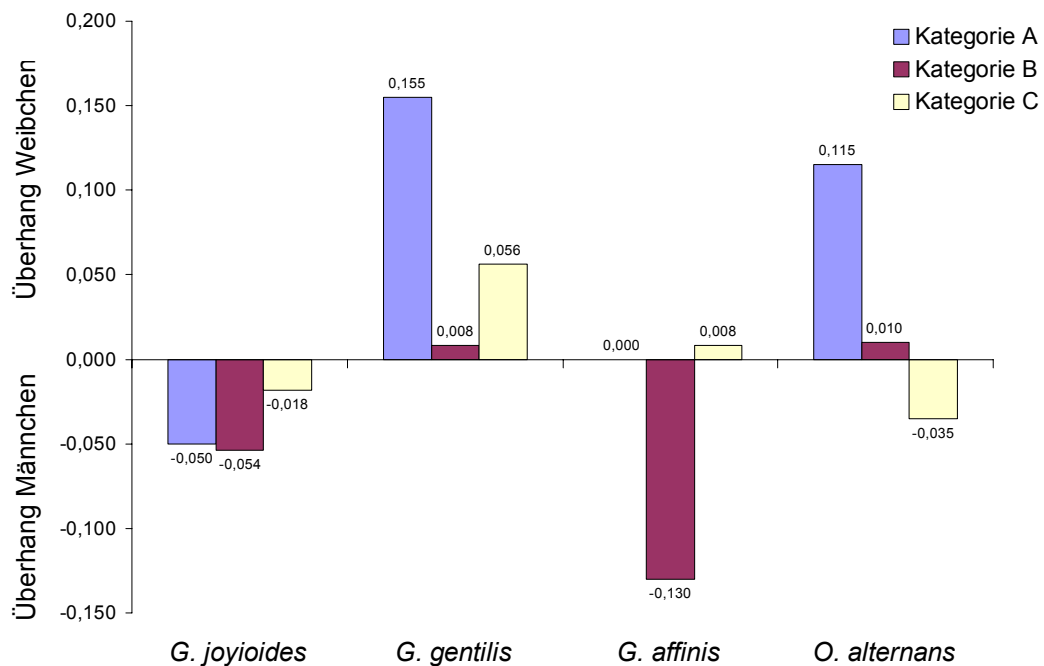


Abbildung 39: Mittelwerte des prozentualen Geschlechterverhältnisses der Staphylinidenarten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* in drei Kategorien A, B und C an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Die Kategorieeinteilungen sind so gewählt, daß sie die Häufigkeitsereignisse der Individuenzahlen an den Basidiomen in annähernd drei gleiche Teile untergliedern. *G. joyioides*: A: 1-2 Käfer, B: 3-18 Käfer, C: >18 Käfer; *G. gentilis*: A: 1-2 Käfer, B: 3-5 Käfer, C: >5 Käfer; *G. affinis*: A: 1 Käfer, B: 2-3 Käfer, C: >3 Käfer; *O. alternans*: A: 1-2 Käfer, B: 3-10 Käfer, C: >10 Käfer, Kategoriewerte u. Individuenzahlen auch in Tabelle 5.

entsprechenden Arten an den Basidiomen erleichtert das Auffinden eines Geschlechtspartners, ohne daß sich zu hohe Energieverluste durch fortwährende intraspezifische Konkurrenz um einen Geschlechtspartner einstellen. Ein schonender Umgang mit den Energiereserven der Tiere könnte eine nicht unerhebliche Rolle in der Fortpflanzungsstrategie der Käferarten spielen. Wie im vorangehenden Abschnitt werden für diese Analyse die Häufigkeitsereignisse in den Besiedlungszahlen in drei annähernd gleiche Kategorien (niedrige, mittlere und hohe Individuenzahl) unterteilt. In diesen drei Kategorien wird das Geschlechterverhältnis der Käferarten ermittelt und mittels eines t-Tests (Ergebnisse siehe Tabelle A28 im Anhang) auf mögliche Abweichungen von einer Gleichverteilung im Verhältnis 1:1 untersucht. Die mittleren Abweichungen der männlichen und weiblichen Tiere von dieser Gleichverteilung sind in Abbildung 39 in ihren prozentualen Anteilen zusammengefaßt.

In Abbildung 39 wird gezeigt, daß bei *G. joyioides* in allen drei Kategorieinheiten ein Überschuß von männlichen Käfern vorliegt. Dieser Überhang der männlichen Tiere bewegt sich zwischen 1,8% und 5,4% und ist somit gering und wie sich zeigt in der statistischen Analyse nicht bedeutsam. Für *G. gentilis* läßt sich in allen drei Kategorien ein Überhang von weiblichen Tieren feststellen. Der Überhang weiblicher Tiere von 15,52% in Kategorie A erreicht in einer Tendenz ($p=0,071$) eine Abweichung von der untersuchten Gleichverteilung.

G. affinis verteilt sich in seinen Geschlechtern in der ersten Kategorie mit dem Wert 0,000 genau im Verhältnis eins zu eins. In Kategorie B ist ein durchschnittlicher Überschuß von 12,96% männlichen Tiere zu erkennen, während die Kategorie C mit 0,80% einen vernachlässigbar geringen durchschnittlichen Überhang an weiblichen Tieren aufweist. *O. alternans* zeigt in der Kategorie A mit 11,54% und in der Kategorie B bei 1,00% eine Überzahl von weiblichen Käfern. In der Kategorie C findet sich hingegen mit 3,53% ein Überhang von männlichen Tieren. Bis auf den letztgenannten Fall, der eine Tendenz ($p=0,088$; siehe Tabelle A28 im Anhang) aufweist, unterscheiden sich diese Abweichungen nicht reliabel von einer Gleichverteilung zwischen männlichen und weiblichen Käfer im Verhältnis 1:1.

Zusammengefaßt wird in der Analyse kein Hinweis auf ein ungleiches Geschlechterverhältnis an den Pilzfruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* für die untersuchten Käferarten in den drei unterteilten Kategorien deutlich. Es stellt sich somit allgemein bei allen vier Käferarten ein annähernd gleiches Verhältnis zwischen männlichen und weiblichen Tieren von 1:1 an den Pilzfruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* ein.

3.2.1.5 Zusammenfassung der Ergebnisse äußerer und populationsbiologischer Faktoren, die das Interaktionssystem zwischen Käfern und Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* beeinflussen

In der vorliegenden Untersuchung wurden 212 Fruchtkörper des Pilzes *Megacollybia platyphylla* gesammelt und auf ihre Käferfauna hin untersucht. Von den 212 Basidiomen waren 132 Fruchtkörper, also 62,26%, mit mindestens einem Käfer besiedelt. An den Pilzfruchtkörpern konnten 39 Käferarten beziehungsweise Käfergruppen festgestellt werden. Der deutlich größte Teil mit dreißig Arten, das entspricht einem Artenanteil von 79,92% aller an den Fruchtkörpern vorgefundenen Käfer, gehörte der Käferfamilie der Staphyliniden an. Bei der Untersuchung der Besiedlungsdominanz und Besiedlungskonstanz war festzustellen, daß nur vier Arten mit höheren Dominanz- und Konstanzwerten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* vorgefunden werden konnten. Es handelt sich um die Arten aus der Familie der Staphylinidae, Unterfamilie der Aleocharinae, *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*. Die weiteren Untersuchungen wurden aus diesem Grund nur noch mit diesen vier Kurzflügelkäferarten fortgeführt. Das Dominanz- und Konstanzspektrum der vier Käferarten veranschaulichte, daß *G. joyioides* als deutlich dominante Art (73,05%) auch die Käferart war, die mit höchster Konstanz (75,78%) an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* vorzufinden war. Die Arten *G. gentilis* und *O. alternans* ähnelten sich in ihrem Dominanz- und Konstanzspektrum (Dominanz: 12,03% und 12,89%; Konstanz: 55,47% und 51,13%). *G. affinis* war mit geringster Dominanz (2,02%) und geringster Konstanz (26,56%) an den Basidiomen vertreten.

Die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* wurden über drei Jahre in drei räumlich getrennten Waldgebieten in Deutschland im Bundesland Hessen aufgesammelt. Die Analysen führten vor Augen, daß die Sammelgebiete, lediglich bei *G. gentilis* ansonsten, jedoch keinen entscheidenden Einfluß auf eine differenzierte Besiedlung der vier

ausgewählten Käferarten an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* besaßen. Der Jahresablauf hingegen scheint Wirkung auf die Arten *G. joyioides* und *O. alternans* zu haben. So waren in der Zeit vom Juni bis Juli verstärkt Tiere dieser beiden Arten an den Basidiomen zu finden, gleichwohl *Megacollybia platyphylla* auch in der Zeit zwischen August und Oktober in distinkten Zeitintervallen Fruchtkörper bildete, die einer Besiedlung offenstanden. Es wurde untersucht, in welcher Weise äußere Faktoren die Besiedlung der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* mit den vier Staphylinidenarten beeinflussen. Es wurde in den Analysen ersichtlich, daß der Regen als Wirkungsfaktor einen Effekt auf die Käferbesiedlung an den Basidiomen hat. So war in den Aufsammlungen festzustellen, daß besiedelte Fruchtkörper eher bei fehlendem oder schwachen Niederschlägen zu finden waren, als zu Zeitpunkten mit stärkerem Regen. Die Hutfläche des Basidioms erzielte in der Hinsicht Wirkung auf die Käferbesiedlung, indem die besiedelten Fruchtkörper einen höheren Wert in der Größe ihrer Hutfläche aufwiesen als unbesiedelte. Für das Fruchtkörpergewicht wurde jedoch kein evidenter Effekt nachgewiesen. Schnecken- und Dipterenlarvenfraß am und im Pilzplektenchym wirkten sich wiederum auf die Käferbesiedlung der Pilzfruchtkörper aus. Für beide Einflußfaktoren galt, daß die besiedelten Basidiome durchschnittlich eine stärkere Fraßschädigung aufwiesen als die unbesiedelten Fruchtkörper. In einigen Fällen konnte zusätzlich für bestimmte Käferarten eine positive Korrelation zwischen einer verstärkten Ausprägung eines Einflußfaktors und einer höheren Individuenzahl der entsprechenden Käferart an den Basidiomen nachgewiesen werden. Die Untersuchung des Fruchtkörperalters erbrachte bei den Käfern eine auffällige Besiedlungspräferenz für den in dieser Studie als Optimalphase definierten Entwicklungszustand gegenüber dem Stadium der noch unreifen Fruchtkörper in der Aufschirmphase. Während sich die Aufschirmphase durch einen noch nicht vollständig entfalteten Fruchtkörperhut und insbesondere durch ein noch unreifes Hymenium kennzeichnet, ist die Optimalphase durch einen vollständig entfalteten Hut und ein reich sporulierendes Hymenium charakterisiert, ohne offenkundige Anzeichen des in der nächsten Phase einsetzenden Fruchtkörperverfalls.

Dieser Teil der Untersuchung verdeutlicht, daß die Besiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* durch die ausgewählten vier in dieser Studie an den Fruchtkörpern dieser Pilzart am stärksten vertretenen Staphylinidenarten keinesfalls gleichmäßig und linear erfolgt. Vielmehr ist die Käferbesiedlung an den Basidiomen einer Vielzahl von beständig auf das Interaktionssystem einwirkender Faktoren unterworfen. Die unterschiedlichen Einwirkungen dieser Faktoren auf das Besiedlungsgeschehen können als Erklärung für die auffällige und bezeichnende Heterogenität in der Käferbesiedlung an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* angesehen werden.

Weiterhin wurden bei den vier Staphylinidenarten verschiedene populationsbiologische Elemente anhand ihrer Besiedlungsstrukturen an den Basidiomen studiert. Durch den Vergleich der beobachteten Häufigkeitsereignisse der Käferindividuen an den Fruchtkörpern mit einer Monte-Carlo-Studie, die aus den beobachteten Randdaten eine Zufallsverteilung der Käfer an den Basidiomen generierte, wurde gezeigt, daß sich die Käfer keineswegs zufällig und unabhängig voneinander an den Basidiomen einstellen. Vielmehr weisen die

Daten auf ein aggregierendes Verhalten der Käfer an einzelnen Fruchtkörpern hin. In einer weiteren Analyse wurde der Frage nachgegangen, ob sich aus den erhobenen Daten eine interspezifische Konkurrenz der Käfer an den räumlich und zeitlich limitierten Mikrohabitaten ableiten läßt. Hier zeigte sich jedoch, daß sich die Käfer bei der Besiedlung der Fruchtkörper nicht gegenseitig auskonkurrieren. Stattdessen wurde der Trend ersichtlich, daß von einer Käferart stark frequentierte Basidiome häufig auch von den anderen Staphylinidenarten mit undifferenzierten, oder sogar gleichfalls erhöhten Individuenzahlen besiedelt werden. In einem letzten Punkt wurde untersucht, wie sich die Käferarten hinsichtlich ihres Geschlechtes an den Basidiomen verteilen. Es findet sich im Durchschnitt sowohl an gering, an mäßig und auch an stark besiedelten Basidiomen ein Geschlechterverhältnis wieder, das sich nicht reliabel von einer Gleichverteilung der Geschlechter von 1:1 unterscheidet.

3.3 Fruchtkörperaufsammlungen von *Marasmius alliaceus*

Unter diesem Punkt wird die Koleopterenfauna, die von Fruchtkörpern des Pilzes *Marasmius alliaceus* gesammelt wurde, analysiert. Ebenso wie in der Analyse der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* werden auch hier die verschiedenen Wirkungsfaktoren in ihrer Einflußnahme auf die Käferansiedlungen am Basidiom und anschließend anhand der Besiedlungsstrukturen der Käfer populationsbiologische Faktoren untersucht.

3.3.1. Käferbesiedlung an Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus*

Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* wurden im Untersuchungszeitraum in den Naturwaldreservaten Niddahänge und Schönbuche gefunden. In Tabelle 33 wird die Anzahl der während der Exkursionen in den beiden Waldgebieten gesammelten und untersuchten Basidiome dargelegt.

Tabelle 33: Exkursionsanzahlen und Anzahlen der gesammelten Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* in ihrer n: Anzahl, Σ : Summe.

Untersuchungsgebiet	n Fruchtkörperaufsammlungen	Exkursionen
Niddahänge	75	8
Schönbuche	36	4
Σ	111	12

Bei zwölf Exkursionen wurden 111 Basidiome des Pilzes *Marasmius alliaceus* aufgesammelt und nach am Fruchtkörper vorkommenden Käfern abgesucht. Im Naturwaldreservat Niddahänge wurden bei acht Exkursionen 75 Basidiome und im Naturwaldreservat Schönbuche bei vier Exkursionen 36 Fruchtkörper studiert. Im mehrjährigen Untersuchungszeitraum konnten im Jahresablauf die ersten Aufsammlungen im Juli, die letzten im Oktober durchgeführt werden. Auch wenn bei geeigneter Witterung bereits im Monat Juli Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* gefunden wurden, so war festzustellen, daß diese Pilzart ihren Fruktifikationshöhepunkt eher im Spätsommer und

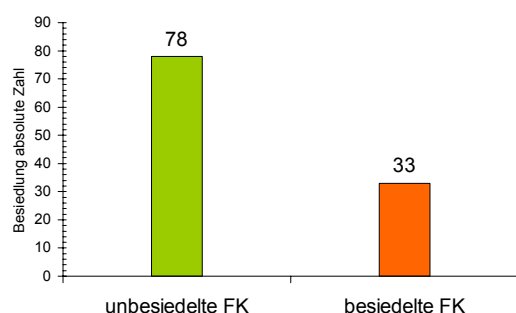


Abbildung 40: Absolute Zahlen der unbesiedelten und mit Käfern besiedelten Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus*. FK: Fruchtkörper.

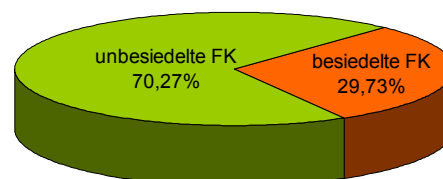


Abbildung 41: Prozentualer Anteil der unbesiedelten und mit Käfern besiedelten Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus*. FK: Fruchtkörper.

Herbst erreichte. Für *Marasmius alliaceus* wurde daher kein derartiges ausgeprägtes zweiphasiges Fruktifikationsverhalten wie bei *Megacollybia platyphylla* notiert. Aus diesem Grund wurde auch keine Einteilung in Kategorien des Sammlungszeitpunktes vorgenommen. Die Abbildungen 40 und 41 stellen die Besiedlungsstruktur der Käfer an den aufgesammelten Pilzfruchtkörpern dar. Unter den 111 untersuchten Basidiomen von *Marasmius alliaceus* fanden sich 33 besiedelte Fruchtkörper. Somit war in den Aufsammlungen weniger als nur jeder dritte Pilzfruchtkörper mit Käfern besiedelt. Im weiteren Schritt wird das Artenspektrum der Käferarten und deren Stetigkeit ermittelt. Die erhaltenen Ergebnisse weist die Tabelle 34 aus.

Tabelle 34: Käferarten die von *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern abgesammelt werden konnten. Neben der jeweiligen Individuenzahl ist die Stetigkeit in absoluten und in prozentualen Zahlen angegeben.

Nummer	Käferfamilie	Käferart	Konstanz		Anzahl
			N	%	
1	Staphylinidae	<i>Gyrophæna joyioides</i>	4	12,12	63
2		<i>Gyrophæna gentilis</i>	31	93,94	246
3		<i>Oxypoda alternans</i>	1	3,03	7
4		<i>Atheta crassicornis</i>	1	3,03	1
5		<i>Atheta sodalis</i>	1	3,03	1
6	Lathridiidae	<i>Corticarina gibbosa</i> (Hbst.)	1	3,03	1
7	Lymexylidae	<i>Lymexylon</i> sp.	1	3,03	1
8	Curculionidae		1	3,03	1

Auf den 33 besiedelten Basidiomen von *Marasmius alliaceus* ließen sich insgesamt 321 Käfer finden, die acht verschiedene Käferarten und vier verschiedene Käferfamilien repräsentieren. Fünf Käferarten gehörten zu der Familie der Staphylinidae. Die Verhältnisse der Dominanz und Stetigkeit sind in den Abbildungen 42 und 43 aufgeführt.

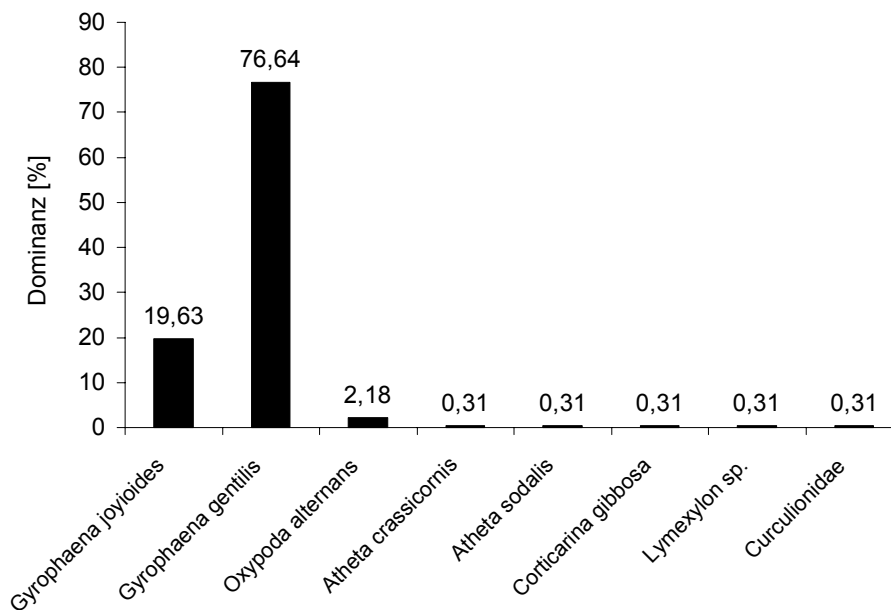


Abbildung 42: Dominanzspektrum, der an *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern vorkommenden Käferarten.

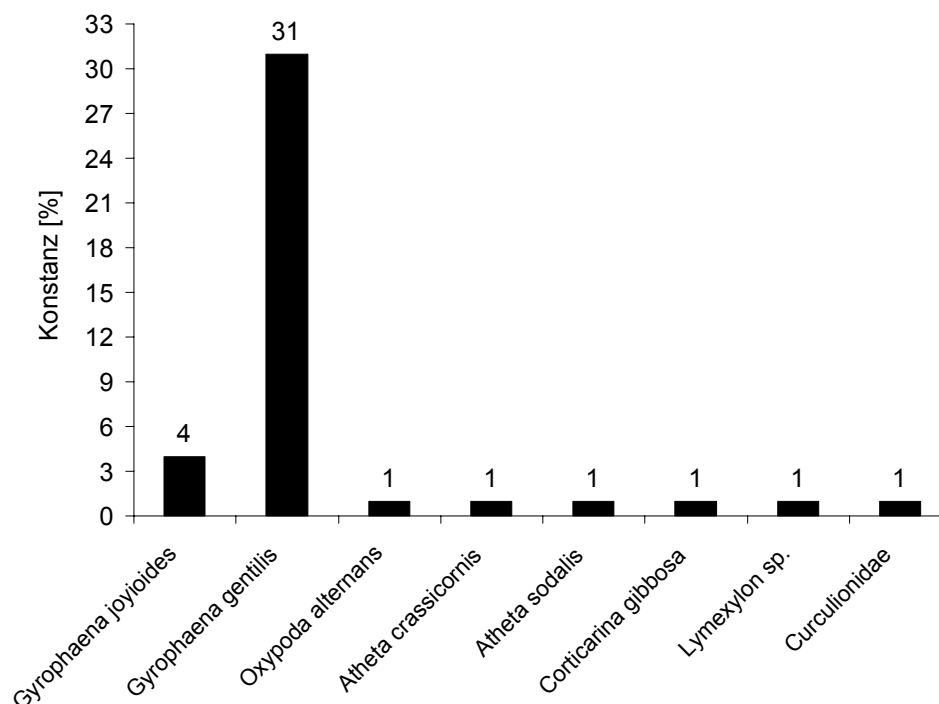


Abbildung 43: Konstanzspektrum der an *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern vorkommenden Käferarten.

Aus den Dominanz- und Stetigkeitsspektren wird deutlich, daß an den besiedelten Basidiomen von *Marasmius alliaceus* die Art *G. gentilis* mit vorherrschender Dominanz (76,64%) und mit außerordentlicher Stetigkeit (93,94%) vorkam. So war *G. gentilis* an 31 der 33 mit Käfern besiedelten Basidiomen vorzufinden. *G. joyioides* ist nach dem Dominanzspektrum von ENGELMANN (1979) mit einem Wert von 19,63% ebenfalls als dominante Art einzustufen. Die weiteren Arten liegen unter einem Dominanzwert von 3,1 und sind als Begleitarten auszuweisen. *G. joyioides* liegt zwar im Konstanzspektrum mit einem prozentualen Wert von 12,12% über der bei *Megacollybia platyphylla* vorgenommenen zehnprozentigen Ausscheidungsgrenze, war jedoch absolut gesehen lediglich an vier der 33 besiedelten Basidiomen vorzufinden. Aufgrund dieses geringen Wertes wird für die nachfolgenden statistischen Analysen nur die Staphylinidenart *G. gentilis* in die weitere Auswertung einfließen.

3.3.2 Analyse von Einflußfaktoren auf die Besiedlung der ausgewählten Käferarten *G. gentilis* an Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus*

In den nachfolgenden Punkten wird in analoger Vorgehensweise wie bei den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern die Wirkungsweise von äußeren Faktoren auf die Besiedlung von *G. gentilis* an Basidiomen von *Marasmius alliaceus* studiert.

3.3.2.1 Betrachtung des Einflußfaktors Untersuchungsgebiet

Da Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* in den Naturwaldreservaten Niddahänge und Schönbuche gefunden wurden, wird im ersten Punkt untersucht, ob die Basidiome in den beiden Untersuchungsgebieten in unterschiedlicher Weise von *G. gentilis* besiedelt wurden.

Tabelle 35: Verteilung von *G. gentilis* auf Fruchtkörperaufsammlungen von *Marasmius alliaceus* in den Untersuchungsgebieten Niddahänge und Schönbuche. FK: Fruchtkörper; Mittelw.: Mittelwert; Std.: Standardabweichung.

<i>G. gentilis</i>	Niddahänge					Schönbuche				
	FK Aufsammlungen	besiedelte FK	Summe Käfer	Mittelw.	Std.	FK- Aufsammlungen	besiedelte FK	Summe Käfer	Mittelw.	Std.
	75	25	236	9,44	12,4	36	6	10	1,67	1,21

In der Tabelle 35 wird veranschaulicht, daß in dem Untersuchungsgebiet des Naturwaldreservates Niddahängen jeder dritte Fruchtkörper, im Untersuchungsgebiet des Naturwaldreservates Schönbuche nur jedes sechste aufgesammelte Basidiom von *Marasmius alliaceus* mit *G. gentilis* besiedelt war. Gleichzeitig war von den insgesamt 246 Käfern der Art *G. gentilis* mit 236 Individuen in den Niddahängen der weitaus größte Teil zu finden. Der Mittelwert der Individuenzahlen der Kurzflügelkäfer liegt in den Niddahängen mit 9,44 reliabel über dem Mittelwert der Individuenzahlen im Gebiet Schönbuche mit 1,67 (siehe Ergebnis der Varianzanalyse in Tabelle 36). Es war ein Gebietseffekt festzustellen: In dem Untersuchungsgebiet Niddahängen waren die Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* im

Durchschnitt in höherer Anzahl mit Käferindividuen der Art *G. gentilis* besiedelt als im Untersuchungsgebiet Schönbuche.

Tabelle 36: Varianzanalyse der mit *G. gentilis* besiedelten Basidiome von *Marasmius alliaceus* in den Gebieten Niddahänge und Schönbuche hinsichtlich eines Unterschieds der Besiedlungsstruktur in den Gebieten.

Gebietseffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	200,20	47,82	4,19	,0432

3.3.2.2 Betrachtung abiotischer und biotischer Faktoren, die eine Käferbesiedlung von *G. gentilis* an Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* beeinflussen können

Um diese einzelnen Faktoren zu analysieren, wird analog der Analyse des Interaktionssystems der vier Staphylinidenarten mit Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* (siehe Punkt 3.2.1.3) verfahren. Es werden die Einflußfaktoren Regen, Hutfläche, Fruchtkörpergewicht, Schneckenfraß, Dipterenlarvenfraß und Fruchtkörperalter untersucht. In den nachfolgenden Analysen wird zwischen mit *G. gentilis* besiedelten und nicht mit dieser Käferart besiedelten Basidiomen hinsichtlich des zu betrachtenden Aspektes unterschieden. Dieses Analyseverfahren entspricht einer punktbiseralen Korrelation. Die Prüfgröße wird mit dem F-Wert angegeben. In die entsprechenden Teilanalysen fließen nur die Pilzfruchtkörper mit ein, von denen entsprechende Daten des zu prüfenden Faktors vorliegen. Zusätzlich wurden, um quantitative Aspekte der Auswirkung auf die Käferbesiedlung zu erhalten, für die etwaigen Einflußfaktoren Hutfläche des Pilzfruchtkörpers (Hutfläche), Gewicht des Basidioms (Gewicht), äußerer Fraßschaden am Fruchtkörper (Schneckenfraß) und innere Fraßschaden am Basidiom (Dipterenlarvenfraß) Rangkorrelationsanalysen nach Spearman durchgeführt.

3.3.2.2.1 Betrachtung abiotischer Faktoren

Zunächst erfolgt eine Betrachtung der abiotischen Einflußfaktoren Regen, Hutfläche und Fruchtkörpergewicht. Insofern Mittelwert und Standardabweichungen nicht in diesem Abschnitt aufgeführt sind, sind die entsprechenden Angaben zu den Analysen im Anhang in Tabelle A29 dargestellt.

3.3.2.2.1.1 Betrachtung der Einflußgröße Regen

Für den Faktor Regen wurde eine Einteilung in vier Kategorien vorgenommen. Die Klassifizierung der Kategorien sind im Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.3 (Tabelle 2) dargelegt. Für die 111 untersuchten Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* ergibt sich nachfolgender Zusammenhang: Basidiome, die mit *G. gentilis* besiedelt waren, wiesen einen geringeren Regenwert (mittlerer Regenwert=0,42) auf als Fruchtkörper, die nicht mit der Käferart besiedelt waren (mittlerer Regenwert=0,99). Das Ergebnis dieser Untersuchung ist in Tabelle 37 aufgezeigt.

Tabelle 37: Effekt des Regens auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 109; N=111.

Regeneffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	7,21	1,53	4,72	,0302

Das Ergebnis verdeutlicht, daß zunehmende Regenereignisse einen nachteiligen Effekt auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper mit *G. gentilis* ausüben.

3.3.2.2.1.2 Betrachtung des Einflußfaktors Hutfläche.

Bei der Analyse dieses Einflußfaktors galt gleichfalls wie unter Punkt 3.2.1.3.1.2 die Ausgangshypothese, daß ein größerer Pilzfruchtkörper eine höhere visuelle Auffälligkeit besitzt als ein kleinerer Fruchtkörper. Auch für Basidiome der Art *Marasmius alliaceus* wurde die Hutfläche näherungsweise über die Ellipsenformel (siehe Formel 1 unter Punkt 2.4) berechnet.

Tabelle 38: Effekt der Hutflächengröße [cm²] auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 105; N=107.

Hutflächeneffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	161,12	64,35	2,50	,1166

Das Ergebnis in Tabelle 38 macht deutlich, daß sich die mittlere Hutfläche der besiedelten Basidiome (mittlere Fläche=11,71cm²) und der unbesiedelten Basidiome (mittlere Fläche=9,01cm²) von *Marasmius alliaceus* nicht signifikant von einander unterscheiden. Tendenziell war jedoch die Hutfläche der besiedelten Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* im Durchschnitt etwas größer als die der unbesiedelten Basidiome. Die Spearman-Rang-Korrelation der besiedelten Fruchtkörper weist gleichfalls keine signifikante Korrelation zwischen einer zunehmenden Hutflächengröße und zunehmender Individuenbesiedlung auf ($r_s=0,27373$; $p=0,1362$). Die Ergebnisse dieser Korrelationsanalyse und der weiteren Korrelationsanalysen sind im Anhang in Tabelle A30 dargelegt.

3.3.2.2.1.3 Betrachtung des Einflußfaktors Gewicht

In diesem Punkt wird ein möglicher Zusammenhang zwischen mit *G. gentilis* besiedelten beziehungsweise nicht von dieser Käferart besiedelten Basidiomen und dem Fruchtkörpergewicht untersucht. Wie die Werte der Varianzanalyse in Tabelle 39 zeigen, unterscheidet sich das mittlere Gewicht der besiedelten (mittleres Gewicht=2,43g) und der unbesiedelten (mittleres Gewicht=1,92g) Basidiome nicht signifikant.

Tabelle 39: Effekt des Fruchtkörpergewichts [g] auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 90; N=92.

Gewichtseffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	5,37	2,25	2,39	,1256

Es wird deutlich, daß das Fruchtkörpergewicht keinen Einfluß auf eine Besiedlung durch die Staphylinidenart *G. gentilis* ausübt. Eine signifikante Korrelation zwischen zunehmendem Fruchtkörpergewicht und einer zunehmenden Käferbesiedlung wurde ebenfalls nicht festgestellt ($r_s=0,21413$; $p>0,2$).

3.3.2.2.2 Betrachtung biotischer Einflußfaktoren

Nun erfolgt eine Betrachtung der biotischen Einflußfaktoren Schneckenfraß, Dipterenlarvenfraß und Alter der Fruchtkörper auf die Besiedlung der *Marasmius alliaceus*-Basidiome durch *G. gentilis*. Die entsprechenden Mittelwerte und Standardabweichungen der Analysen zu den Faktoren Schneckenfraß und Dipterenlarvenfraß sind im Anhang in Tabelle A29 aufgeführt. Die Mittelwerte und Standardabweichungen in den paarweisen Vergleichen hinsichtlich besiedelter und unbesiedelter Basidiome in den drei Alterskategorien finden sich in den Tabellen 42, 44, 46 und 48. Die Ergebnisse der Varianzanalysen dieser Paarvergleiche sind dann in den Tabellen 43, 45, 47 und 49 wiedergegeben.

3.3.2.2.2.1 Betrachtung des Einflußfaktors Schneckenfraß

Der Schneckenfraß wurde anhand der Schädigungen der Fruchtkörper in eine siebenstufige Skalierung eingeteilt. Die Zuordnungen der einzelnen Kategorien sind im Kapitel Material und Methoden im Punkt 2.4 (Tabelle 4) nachzulesen. Das in Tabelle 40 aufgelistete Ergebnis der Varianzanalyse zeigt, daß die von *G. gentilis* besiedelten Basidiome von *Marasmius alliaceus* stärker vom Schneckenfraß betroffen waren (mittlerer Schneckenfraßwert=1,19) als diejenigen Fruchtkörper, die nicht von Käfern besiedelt waren (mittlerer Schneckenfraßwert=0,64).

Tabelle 40: Effekt des Schneckenfraßes auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 94; N=96.

Schneckenfraßeffect	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	5,82	1,02	5,70	,0190

Eine Korrelation zwischen stärkerem Schneckenfraß und zunehmender Besiedlung mit Käferindividuen ($r_s=-0,11139$; $p>0,5$) wurde jedoch nicht gefunden.

3.3.2.2.2.2 Betrachtung des Einflußfaktors Dipterenlarvenfraß

Die Tabelle 41 legt die Ergebnisse der Analyse hinsichtlich einer Schädigung der Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch Fraß von Dipterenlarven dar. Auch hier wurde die Schädigung in eine siebenstufige Kategorienskala eingeordnet. Die Zuordnung der

einzelnen Kategoriepunkte ist im Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.4 (Tabelle 4) nachzulesen.

Tabelle 41: Effekt des Dipterenlarvenfraßes auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* durch *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 86; N=88.

Dipterenlarvenfraß	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	0,02	0,21	0,08	

Mit dem Ergebnis der Analyse wird deutlich, daß besiedelte und nicht besiedelte Basidiome sich in ihrer Schädigung durch Dipterenlarvenfraß nicht unterscheiden ($p(F) > 0,7$). Auch die Korrelationsanalyse erbrachte keinen signifikanten Zusammenhang zwischen einer Fraßschädigung durch Dipterenlarven und einer zunehmenden Individuenzahl von *G. gentilis* ($r_s = -0,04615$; $p > 0,8$).

3.3.2.2.3 Betrachtung des Einflußfaktors Fruchtkörperalter

Als letzter Faktor, der eine Käferansiedlung am Basidiom beeinflussen kann, wird das Fruchtkörperalter untersucht. Die drei Phasen der Fruchtkörperentwicklung Aufschirmphase, Optimalphase und Verfallsphase werden in der nachfolgenden Analyse hinsichtlich ihrer Käferbesiedlung paarweise miteinander verglichen. Zunächst wird jedoch in einer Hauptanalyse einem möglichen Einfluß der Alterskategorien auf die Käferbesiedlung nachgegangen. Die Altersmittelwerte für besiedelte und unbesiedelte Fruchtkörper sind in Tabelle 42, die Ergebnisse der Hauptanalyse in Tabelle 43 dargestellt.

Tabelle 42: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) (drei Kategoriestufen von 1 bis 3; dabei gilt 1: Aufschirmphase; 2. Optimalphase; 3. Verfallsphase) für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	80	1,79	0,47
	besiedelt	31	2,00	0,26

Tabelle 43: Effekt des Fruchtkörperalters auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper mit *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 109; N=111.

Fruchtkörperalter	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	1,01	0,18	5,67	,0190

Das Ergebnis dieser Analyse veranschaulicht, daß die mit *G. gentilis* besiedelten Basidiome von *Marasmius alliaceus* signifikant „älter“ waren. Um zu untersuchen, wie sich die einzelnen Alterskategorien im Einzelvergleich hinsichtlich einer Besiedlung mit *G. gentilis* verhalten, werden nachfolgend die Alterskategorien paarweise miteinander verglichen. Zunächst werden die Alterskategorien Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) vergleichend analysiert. Die Tabellen 44 und 45 spiegeln die Mittelwerte und das Ergebnis der Varianzanalyse wider.

Tabelle 44: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper.

Fruchtkörperalter (1) / (2)	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	78	1,76	0,43
	besiedelt	30	1,97	0,18

Tabelle 45: Effekt des Fruchtkörperaltervergleichs zwischen Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper mit *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 106; N=108.

Fruchtkörperalter (1) / (2)	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	0,96	0,14	6,92	,0115

Das Ergebnis der Analyse verdeutlicht in diesem Vergleich der Alterskategorien, daß die mit *G. gentilis* besiedelten Basidiome „älter“ waren als die Basidiome, die nicht besiedelt waren. Aufgrund der zweistufigen Analyse der Alterskategorien ist festzustellen, daß die mit *G. gentilis* besiedelten Basidiome signifikant verstärkt der Alterskategorie der Optimalphase angehörten.

Im nächsten Punkt werden die Alterskategorien der Aufschirmphase (1) mit der Verfallsphase (3) verglichen. Die Mittelwerte und Standardabweichungen sind in Tabelle 46 aufgelistet. Das Ergebnis der Varianzanalyse folgt in Tabelle 47.

Tabelle 46: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Aufschirmphase (1) und Verfallsphase (3) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper.

Fruchtkörperalter (1) / (3)	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	21	1,10	0,30
	besiedelt	2	1,50	0,71

Tabelle 47: Effekt des Fruchtkörperaltervergleichs zwischen Aufschirmphase (1) und Verfallsphase (3) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper mit *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 21; N=23.

Fruchtkörperalter (1) / (3)	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	0,30	0,11	2,72	,1140

Aus den Tabellen 46 und 47 wird ersichtlich, daß von den 23 Basidiomen, die in diese zwei Alterskategorien einklassifiziert sind, lediglich zwei Fruchtkörper mit *G. gentilis* besiedelt waren. Die Mittelwerte zeigen die besiedelten Fruchtkörper als „älter“. Die Berechnung der Varianzanalyse weist für diesen Vergleich bei der geringen Anzahl besiedelter Basidiome keinen signifikanten Unterschied in der Besiedlung zwischen den beiden Alterskategorien aus.

Im letzten Alterskategorienvergleich werden die Kategorien Optimalphase (2) und Verfallsphase (3) hinsichtlich ihrer Besiedlung mit *G. gentilis* analysiert. Die Tabellen 48 und 49 zeigen die Daten dieser Analysen.

Tabelle 48: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Optimalphase (2) und Verfallsphase (3) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper.

Fruchtkörperalter (2) / (3)	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	61	1,03	0,18
	besiedelt	30	1,03	0,18

Tabelle 49: Effekt des Fruchtkörperaltervergleichs zwischen Optimalphase (2) und Verfallsphase (3) auf die Besiedlung der Pilzfruchtkörper mit *G. gentilis*. Der Freiheitsgrad des Effekts beträgt 1, der des Fehlers 89; N=91.

Fruchtkörperalter (2) / (3)	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. gentilis</i>	0,00	0,03	0,00	

Die Mittelwerte und Standardabweichungen in diesem Alterskategorienvergleich der Basidiome sind bei besiedelten und unbesiedelten Pilzfruchtkörper gleich. Dementsprechend findet sich auch kein statistischer Unterschied in der Käferbesiedlung zwischen diesen Alterskategorien.

Zusammenfassend ist bei der Untersuchung der Besiedlung der Basidiome von *Marasmius alliaceus* eingeteilt in drei Alterskategorien festzustellen, daß die mit *G. gentilis* besiedelten Basidiome „älter“ waren als Basidiome, die nicht mit dieser Käferart besiedelt waren. Der paarweise erfolgte Einzelfallvergleich der Alterskategorien hebt einen deutlichen Unterschied der Käferbesiedlung der Pilzfruchtkörper im Vergleich der Aufschirmphase (1) mit der Optimalphase (2) heraus. Hier sind die Basidiome der Optimalphase deutlich stärker besiedelt als die Fruchtkörper der Aufschirmphase. Die Analysen der weiteren Vergleiche der Alterskategorien erbrachten keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich einer Besiedlungspräferenz mit *G. gentilis*.

3.3.3 Betrachtung populationsbiologischer Faktoren zur Käferansiedlung an Basidiomen von *Marasmius alliaceus*

Auch innerhalb dieses Interaktionssystems wurden wie in dem vorangehenden Interaktionssystem zwischen Staphyliniden und *Megacollybia platyphylla* zunächst Aussagen über die Besiedlungsdominanz, die Besiedlungskonstanz und über verschiedene Einflußfaktoren, die eine Ansiedlung der Käfer an den Basidiomen beeinflussen, getroffen. In zwei weiteren Punkten wird nun untersucht, in welcher Weise sich die Individuen der Käferart *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* verteilten. Weiterhin gilt es zu beleuchten, wie sich die Geschlechtspartner an den Pilzfruchtkörpern aufteilten. Die im Interaktionssystem zwischen Staphyliniden und *Megacollybia platyphylla* analysierte Situation

eines interspezifischen Konkurrenzausschlusses wird in diesem Interaktionssystem nicht betrachtet, da in den Aufsammlungen allein die Art *G. gentilis* mit bezeichnenden Besiedlungswerten sowohl in der Dominanz als auch in der Konstanz die anderen Käferarten hinter sich ließ. Eine echte interspezifische Konkurrenzsituation ist bei diesen Besiedlungsstrukturen wohl nicht zu verzeichnen.

3.3.3.1 Aggregation

In diesem Punkt wird der Verteilung der Käfer an den Basidiomen und damit einem möglichen aggregierenden Verhalten der Käferart *G. gentilis* an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* nachgegangen. Dazu wird die Häufigkeit der Ereignisse, in denen *G. gentilis* mit entsprechender Individuenzahl an den Basidiomen vorgefunden werden konnte, verglichen mit einer computergenerierten Zufallsverteilung. Hierbei gilt die Annahme, daß sich in der Zufallsverteilung die Käfer bei ihrer Verteilung auf die Fruchtkörper völlig unabhängig voneinander verhalten. Die Zufallsverteilung wurde bei gegebener Anzahl der Pilzfruchtkörper und Käferindividuen unter Anwendung einer Monte-Carlo-Studie (Anzahl der Durchläufe: 10000) errechnet. Die Werte ergeben sich dabei aus einer Binominalverteilung,

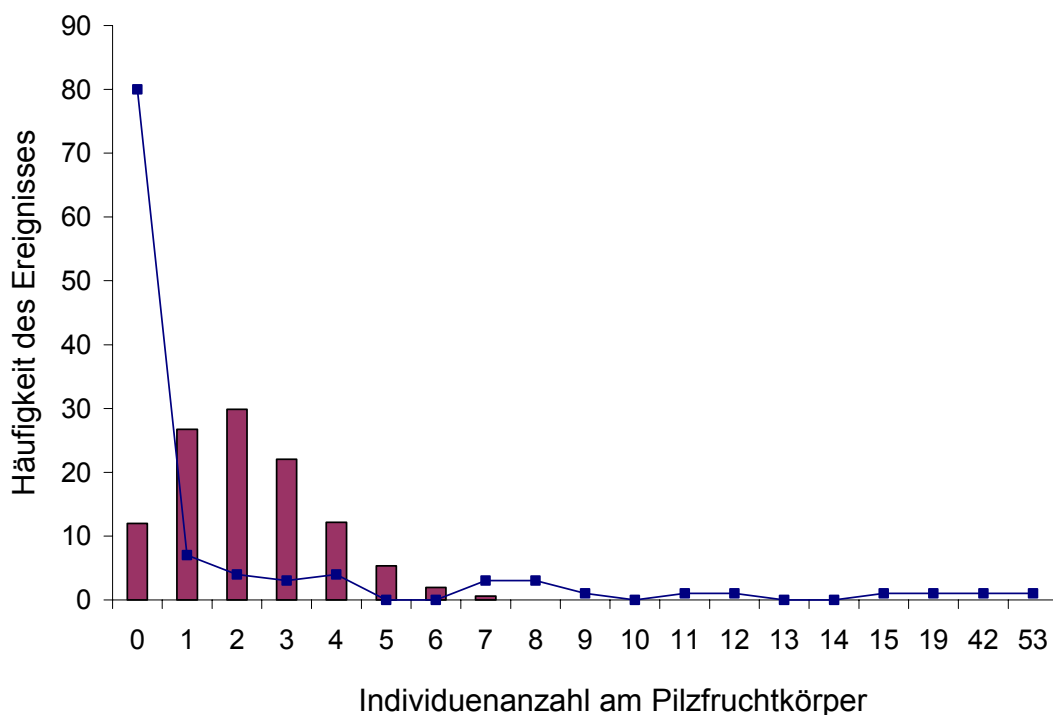


Abbildung 44: Beobachtete Käferverteilung von *G. gentilis* (durchgezogener Graph) an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* verglichen mit einer über eine Monte-Carlo-Studie ermittelten Zufallsverteilung (Säulen). Es gilt zu beachten, daß die Abszisse nach der Anzahl 15 nicht kontinuierlich, sondern nach den ab hier einzeln vorliegenden Datenpunkten aufgebaut ist.

die mit der unter Punkt 3.2.1.4.1 aufgeführten Formel 3 zu berechnen sind. Mit dem in Abbildung 44 gezeigten Vergleich der beobachteten Käferverteilung (Graph) und der computergenerierten Zufallsverteilung (Histogramm), lassen sich Rückschlüsse auf ein

mögliches Aggregationsverhalten von *G. gentilis* an Basidiomen von *Marasmius alliaceus* ziehen.

Aus der Abbildung 44 wird ersichtlich, daß in der beobachteten Verteilung deutlich mehr Basidiome von *Marasmius alliaceus* mit keinem Individuum der Art *G. gentilis* besiedelt waren als in der ermittelten Zufallsverteilung. Überdies wird veranschaulicht, daß einige Fruchtkörper mit einer deutlich höheren Individuenzahl besiedelt waren als dies bei rein zufälliger Verteilung der Käfer zu erwarten gewesen wäre. Dieses Ergebnis veranschaulicht, daß sich *G. gentilis* an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* aggregierend verhält.

3.3.3.2 Geschlechterverhältnis

Nachdem im vorherigen Punkt gezeigt werden konnte, daß sich die Individuen von *G. gentilis* an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* aggregierend sammeln, gilt es zu untersuchen, auf welche Weise sich die Geschlechter dieser Käferart an den Basidiomen aufteilen.

Bereits unter Punkt 3.2.1.4.3 wurde erwähnt, daß eine 1:1 Verteilung der männlichen und weiblichen Tiere auf einem Basidiom die Fortpflanzung der Käfer durch eine erleichterte Partnerfindung begünstigen würde. Um das Geschlechterverhältnis zu untersuchen, werden

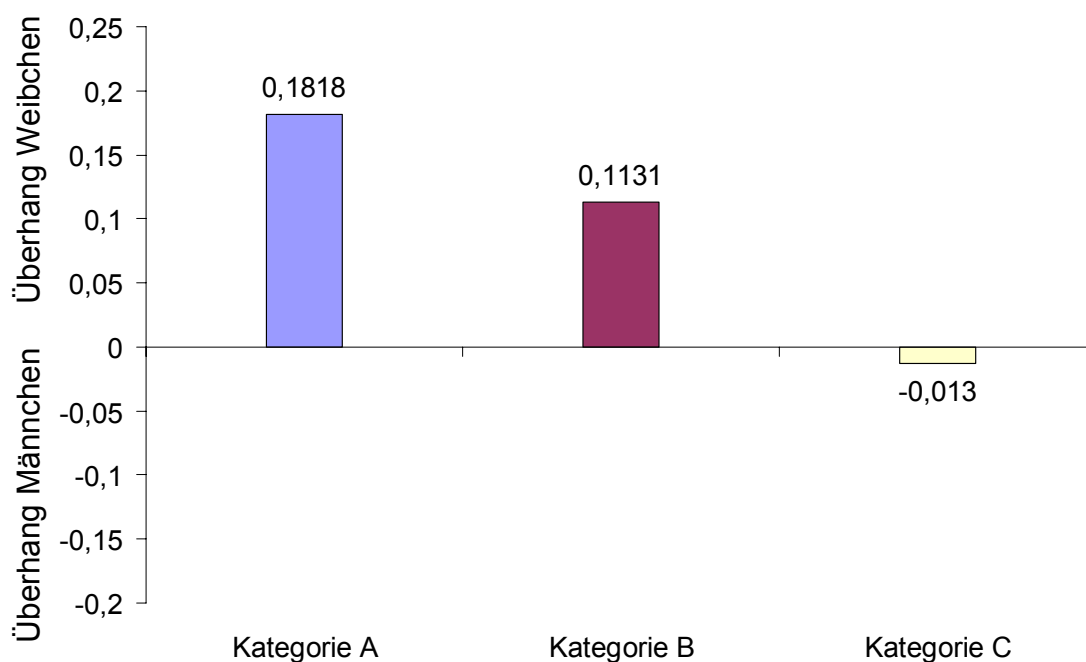


Abbildung 45: Mittelwerte des prozentualen Geschlechterverhältnis von *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus*, in den drei Kategorien A, B und C. Es gilt: A: 1-2 Käfer, B: 3-7 Käfer, C: >7 Käfer. Die Kategorieeinteilungen sind so gewählt, daß sie die Besetzungen der Häufigkeitskategorien annähernd in drei gleiche Teile untergliedern.

in der Analyse die Häufigkeitsereignisse der Käferindividuen am Basidiom in drei annähernd gleichbesetzte Kategorieeinheiten (niedrige (A), mittlere (B) und hohe (C) Individuenzahl am

Basidiom) unterteilt. Dabei gelten für die Kategorie A: 1-2 Käfer, für die Kategorie B: 3-7 Käfer und für die Kategorie C: mehr als 7 Käfer am Basidiom. Das Geschlechterverhältnis von *G. gentilis* innerhalb dieser drei Kategorien wurde ermittelt und sodann mit Hilfe eines t-Tests die Abweichung von einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis von 1:1 überprüft. Die Ergebnisse des t-Tests sind in Tabelle A31 im Anhang zusammengefaßt und in Abbildung 45 graphisch aufbereitet.

Aus der Abbildung 45 ist abzulesen, daß an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus*, die mit einem oder zwei Tieren besiedelt waren (Kategorie A), im Mittel 18,18 Prozent mehr weibliche Tiere zu finden waren. In der Kategorie B (drei bis sieben Tiere am Fruchtkörper) waren im Mittel mit 11,31 Prozent gleichfalls mehr weibliche Tiere anzutreffen. Die Kategorie C (acht bis 53 Tiere am Fruchtkörper) wies mit einem durchschnittlichen Überhang von 1,17 Prozent männlicher Tiere ein annähernd ausgeglichenes Geschlechterverhältnis im Bereich 1:1 an den Basidiomen auf. Die im Anhang in Tabelle A31 aufgeführten Analysen der t-Tests zeigten in keiner der drei gebildeten Kategorien einen signifikant abweichenden Unterschied vom dem zu prüfenden Geschlechterverhältnis von 1:1 an.

3.3.4 Zusammenfassung der Ergebnisse äußerer und populationsbiologischer Faktoren, die das Interaktionssystem zwischen Käfern und Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* beeinflussen

Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* ließen sich in den Untersuchungsgebieten Niddahänge und Schönbuche finden. Von den 111 untersuchten Fruchtkörpern waren 80 Basidiome nicht mit Käfern besiedelt. Somit ließen sich an 27,93 Prozent der Fruchtkörper in den Untersuchungsgebieten im Untersuchungszeitraum Käfer antreffen. An den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* wurden acht verschiedene Käferarten beobachtet. Allerdings kamen sieben Käferarten mit nur geringer Konstanz an den Basidiomen vor. Zusätzlich wiesen diese Käferarten auch geringe Individuenzahlen und somit geringe Dominanzwerte auf. *G. joyioides* war mit 63 Individuen von insgesamt 321 Käferindividuen mit einem Dominanzwert von 19,63 Prozent vertreten. Aufgrund des geringen Konstanzwertes bei einer insgesamt schwach ausgeprägten Gesamtbesiedlung wurde *G. joyioides* jedoch nicht in die weiteren Analysen einbezogen. Lediglich *G. gentilis* war mit einem Dominanz- und Konstanzwert von 76,64 Prozent und 93,94 Prozent der insgesamt besiedelten Basidiome häufiger an Fruchtkörpern dieser Pilzart anzutreffen. Aus diesen Gründen wurde nur für *G. gentilis* untersucht, inwiefern in diesem Interaktionssystem Regenereignisse, das Fruchtkörpergewicht, die Hutgröße des Basidioms, Schnecken- und Dipterenlarvenfraß oder das Fruchtkörperalter die Ansiedlung von Käfern am Basidiom beeinflussen kann.

Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Basidiomen von *Marasmius alliaceus* ließen sich bei Regenereignis, Fruchtkörperhutfläche und Schneckenfraß beobachten. Dabei wurden besiedelte Basidiome im Mittel bei geringeren Niederschlagsmengen gefunden. Hinsichtlich der Käferbesiedlung mit *G. gentilis* wurde

jedoch kein reliabler Effekt bei der Hutflächengröße nachgewiesen. Es zeigte sich, daß die von *G. gentilis* besiedelten Basidiome durch Schneckenfraß stärker geschädigt waren als die nicht von dieser Käferart besiedelten Fruchtkörper. Faktoren wie das Fruchtkörpergewicht und eine Fraßschädigung durch Dipterenlarven spielten keine Rolle für die Käferbesiedlung mit *G. gentilis*. Bei keinem der Einflußfaktoren konnte eine Korrelation zwischen zunehmender Merkmalsausprägung und erhöhter Individuenzahl von *G. gentilis* nachgewiesen werden. Im Vergleich der drei unterteilten Alterskategorien ist herauszustellen, daß besiedelte Basidiome im Durchschnitt „älter“ waren, und daß Basidiome im Optimalzustand signifikant eher mit *G. gentilis* besiedelt waren als die im Hymenium noch unreifen Basidiome der Aufschirmphase.

Ein Vergleich der beobachteten Häufigkeit von Individuenzahlen an den Basidiomen mit einer computergenerierten Zufallsverteilung erbrachte, daß sich *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* aggregierend sammelt. Auch ist herauszustellen, daß sich das Geschlechterverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Tieren in drei unterschiedlichen Kategorien der Individuenzahlen an den Basidiomen nicht von einer ausgeglichenen Verteilung männlicher und weiblicher Tiere im Verhältnis 1:1 unterschied.

3.4 Ergebnisse des Orientierungs- und Aggregationsverhalten im Laborexperiment: Flugkäfigversuche

Die vorigen Untersuchungen haben gezeigt, daß Arten der Gattung *Gyrophæna* mit auffälliger Dominanz und Konstanz an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gefunden werden konnten. Es wurde dargelegt, daß sich die Tiere, gleichwohl sie von einer Vielzahl von Einzelfaktoren beeinflusst werden, an den Pilzfruchtkörpern aggregierend sammeln und dabei ein annähernd ausgeglichenes Geschlechterverhältnis einnehmen.

In der nachfolgenden Untersuchung galt es nun zu klären, ob die Tiere auch im Laborexperiment unter künstlichen Bedingungen dargebotene Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* beziehungsweise *Marasmius alliaceus* diskriminieren können, an diesen aggregieren und diese bevorzugt gegenüber Basidiomen anderer Pilzarten besiedeln. Durch Manipulation verschiedener Bedingungen wurde in den Flugkäfigversuchen studiert, in welchen Mustern eine Ansiedlung von männlichen und weiblichen Käfern der Staphylinidenarten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* an den eingesetzten Pilzfruchtkörpern erfolgte. Zusätzlich zu der Reaktion der Käferarten auf die experimentellen Manipulationen bieten die Flugkäfigversuche die Möglichkeit, direkte Verhaltensbeobachtungen vorzunehmen. Die genauen Angaben zum Versuchsdesign der Flugkäfigversuche sind im Kapitel Material und Methoden unter dem Punkt 2.7 nachzulesen.

3.4.1 Die äußere Temperatur als Einflußgröße bei der Besiedlung der Pilzfruchtkörper

Aufgrund der Freilandbeobachtungen wird angenommen, eine Ansiedlung der Käfer an den Basidiome erfolge vornehmlich fliegend. Zunächst galt es zu klären, bei welcher äußeren Temperatur die Käfer Flugbereitschaft zeigen, so daß die Basidiombesiedlung auch entsprechend durch fliegende Käfer erfolgen konnte. In Tabelle 50 sind die Temperaturen, das Potential der Flugbereitschaft und eine Kategorisierung der Ansiedlungserfolge der Käfer (*G. joyioides* und *G. gentilis*) an den dargebotenen Basidiomen der Art *Megacollybia platyphylla* dargestellt. Daneben wird aufgezeigt, wie lange die Basidiome bei der entsprechenden Temperatur ohne merkliche Verfallserscheinungen im Flugkäfig erhalten blieben. Für alle Versuche galt ein Tag – Nacht Rhythmus von 12 Stunden, eine äußere in den Klimakammern gehaltene relative Luftfeuchte von 80% und eine Lichtintensität von 3kLux.

Tabelle 50: Temperatureffekt auf Flugbereitschaft, Ansiedlungserfolg der in den Versuchen eingesetzten *Gyrophana*-Arten bei eingesetzten Pilzfruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* und Haltbarkeitsdauer der Basidiome in den Flugkäfigversuchen. -: kein(e); -+: mäßige; +++: hohe(r).

Temperatur	Flugbereitschaft	Ansiedlungserfolg	Basidiomhaltbarkeit
10°C	-	-	> 96 Stunden
14°C	-	-	~ 96 Stunden
18°C	+++	-+ bis +++	~ bis 48 Stunden

Die Angaben in Tabelle 50 verdeutlichen, daß die Haltbarkeit der Pilzfruchtkörper in den Flugkäfigen bei den tieferen Temperaturen von 10°C und 14°C über einen längeren Zeitraum anhielt. Jedoch ließ sich bei diesen Temperaturen in keiner Kontrollphase eine Flugbereitschaft der Insekten feststellen. Zudem waren keinerlei Ansiedlungserfolge der Käfer an den dargebotenen Basidiomen nachzuweisen. Bei einer Temperatur von 18°C war bereits nach 24 Stunden ein von den Basidiomen ausgehender Zersetzungsgeruch bemerkbar, so daß eine deutlich geringere Haltbarkeit der Pilzfruchtkörper gegenüber den niedrigeren Temperaturen festzuhalten ist. Bei der Temperatur von 18°C war jedoch bei den Käfern eine hohe Flugbereitschaft und nach 24 Stunden teilweise gute Ansiedlungserfolge an den Basidiomen zu beobachten gewesen. In beiden Versuchen flogen einige der eingesetzten Käfer unmittelbar nach dem Einsetzen in den Flugkäfig direkt von der vorgegebenen Ausgangsstelle E5 ab. Aufgrund der vorgefundenen Ergebnisse wurde neben den beschriebenen äußeren Einflußfaktoren eine stetige Temperatur von 18°C in den Klimakammern bei den Flugkäfigversuchen gewählt.

3.4.2 Auswertung der Flugkäfigversuche

Es galt zu klären, ob die Käfer unter dem experimentellen Design der Flugkäfigversuche die eingesetzten Pilzfruchtkörper diskriminieren können und eine Fruchtkörperpräferenz für Basidiome einer bestimmten Art, oder aber für ein bestimmtes Basidiom zeigen. Weiterhin

wurde das mögliche Aggregationsverhalten der Käfer verfolgt. Da angenommen wird, die Käfer nutzen die Pilzfruchtkörper als Ort der Paarbildung (*mating arena*) wurde zudem mit den Flugkäfigversuchen untersucht, ob sich die Käfer in ihrem Besiedlungsverhalten durch eine manipulierte Vorbesiedlung eines Pilzfruchtkörpers mit weiblichen beziehungsweise männlichen art eigenen Käfern beeinflussen lassen.

Je nach der verfolgten Fragestellung wird eine „Zielfläche“ (beispielsweise die Pilzhutfläche im Vergleich zu der gesamten besiedelbaren Bodenfläche des Flugkäfiges im Fall der Untersuchung, ob die Käfer eher die Fruchtkörper aufsuchen als andere Orte im Flugkäfig) einer insgesamt besiedelbaren Fläche gegenübergestellt (aus Gründen der Vereinfachung wurde nicht mit dem Volumen sondern einer Flächeneinheit gerechnet). Nun wurde der prozentuale Anteil dieser Zielfläche an der Vergleichsfläche bestimmt und ebenso der prozentuale Anteil der auf dieser Fläche auffindbaren Käfer an der Menge der bei dieser Fragestellung zu berücksichtigenden Gesamtkäfer. Um eine Einschätzung darüber zu gewinnen, ob die Käfer auf der erwarteten Zielfläche vermehrt anzutreffen sind, wurde das flächenanteilige Vorkommen der Tiere auf der Zielfläche gegen eine Zufallsverteilung getestet. Diese unabhängige zufällige Verteilung der Käfer entspricht einer Binominalverteilung nach der Formel 2, die im Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7 aufgeführt ist.

Sämtliche Ergebnisse der jeweiligen Analysen sind im Anhang in den Tabellen A32 bis A40 aufgelistet. Dabei sind die Ergebnisse zu den Fragestellungen für alle Tiere der entsprechenden Art und anschließend getrennt für männliche und weibliche Tiere aufgeführt. In den Tabellen beschreibt die Anzahl der Käfer die Gesamtzahl derjenigen Individuen, die auf der Vergleichsfläche und der Zielfläche, welche je nach Fragestellung unterschiedlich definiert wurden, vorzufinden waren. Die Anzahl der kritischen Käfer beschreibt die Anzahl derjenigen Tiere, die - ebenfalls je nach der verfolgten Fragestellung – auf der definierten Zielfläche zu finden waren. Der prozentuale Anteil der kritischen Käfer berechnet sich aus dem Verhältnis der oben genannten Käferzahlen. Der prozentuale Wert der kritischen Fläche berechnet sich nach dem Anteil der Zielfläche an der für die Fragestellung zu berücksichtigenden Gesamtfläche. In der weiteren Spalte wird nun das Verhältnis zwischen dem prozentualen Anteil der kritischen Käfer mit dem prozentualen Anteil der kritischen Fläche herausgestellt. Die letzte Spalte gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit für den Unterschied der Besiedlung der Zielfläche zu einer zufälligen Binominalverteilung an. Weiterhin wird für jede einzelne Staphylinidenart in der Tabelle eine Zusammenfassung (z) der Analysen aus den Einzelergebnissen der jeweiligen Untersuchung angegeben.

Von den 16 durchgeführten Flugkäfigexperimenten wurden zehn in die weitere Auswertung einbezogen. Die sechs anderen Versuche wurden nicht weitergehend analysiert, da hier die Käfersterblichkeit zu Ende des Experimentes bei den eingesetzten männlichen oder weiblichen Käfern mit einem Anteil von ≥ 20 Prozent so hoch lag, daß hier nicht mehr von einem geregelten Versuchsablauf ausgegangen werden konnte. Die prozentualen Sterblichkeitsraten in den jeweiligen Flugkäfigversuchen sind im Anhang in Abbildung A3

aufgeführt. Schwankungen in der Sterblichkeitsrate der eingesetzten Käfer zwischen den einzelnen Versuchsansätzen werden hier offenkundig.

3.4.2.1 Untersuchung zur Diskriminierung der Pilzfruchtkörper in den Flugkäfigexperimenten (Hutfläche der Basidiome / Flugkäfigbodenfläche)

In diesem Punkt wird die Fragestellung untersucht, ob die Käfer in den Flugkäfigexperimenten (00.02, 00.03, 00.04, 00.06, 00.07, 00.08, 00.09, 00.11, 00.12, 00.13.) die Basidiome der dargebotenen Zielpilze diskriminierten oder ob sie sich ohne eine Präferenz für die Fruchtkörper in den Flugkäfigen verteilten. Neben den üblicherweise als Zielbasidiome eingesetzten *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern wurde im Versuch 00.08 zwei Basidiome von *Amanita rubescens* ebenfalls als Zielpilzfruchtkörper eingesetzt. Im Versuch 00.13 wurde die Flugkäfigbodenfläche beziehungsweise die Basidiome der Nichtzielpilze *Lactarius blennius* und *Russula* sp. betrachtet. Im Kapitel Material und Methoden sind unter Punkt 2.7 in der Tabelle 7 die einzelnen Ausgangsverhältnisse in den einzelnen Flugkäfigversuche und die mit dem jeweiligen Experimentaldesign angestrebte Fragestellung im Detail niedergelegt.

Um der oben angeführten Fragestellung nachzugehen, wird in Abbildung 46 der prozentuale Anteil der Käfer, die zu Versuchsende an den Zielpilzfruchtkörpern angetroffen

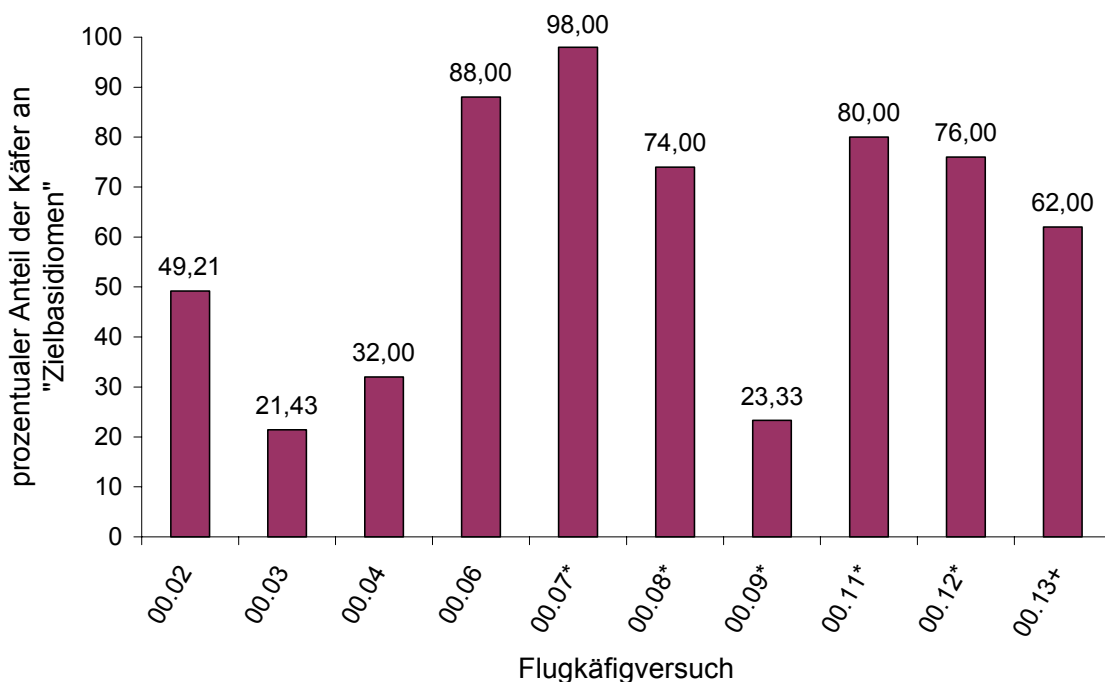


Abbildung 46: Prozentualer Anteil der Käfer, die zu Versuchsende an dem Basidiomen der Zielpilze vorgefunden werden konnten. *: ein Pilzfruchtkörper war zu Beginn der Untersuchung manipulativ mit Kurzflügelkäfern vorbesiedelt; +: in die Auswertung wurden nur Käfer einbezogen, die zu Versuchsende an den Zielbasidiomen wiedergefunden wurden (weitere Angaben finden sich im Text).

wurden, dargestellt. Hierbei ist zu beachten, daß bei den mit einem Stern (*) versehenen Flugkäfigversuchen bestimmte Basidiome zu Versuchsbeginn mit Käfern vorbesiedelt worden waren. In diesen Versuchen war verständlicherweise die genaue Anzahl der auf die

Basidiome angeflogenen Käfer nicht mehr direkt erschließbar. Diese Experimente wurden jedoch auch in die Auswertung des prozentualen Anteils der Käfer an den Zielbasidiomen einbezogen. Es wurden alle zu Versuchsende an den Zielbasidiomen befindlichen Käfer berücksichtigt (siehe Abbildung 46). In dem mit einem Kreuz (+) gekennzeichneten Versuch 00.13 gelangten nur die Käfer, die an den Zielbasidiomen von *Megacollybia platyphylla* wiedergefunden wurden, in die Auswertung. Aus den Histogrammen ist abzulesen, daß von den zehn dargestellten Flugkäfigversuchen in sechs Experimenten ein Anteil von über 50 Prozent der eingesetzten Käfer an den Zielbasidiomen vorzufinden war. In einem Versuch (00.02) wurde diese Schwelle mit dem Wert von 49,21 Prozent knapp unterschritten. Für drei Flugkäfigexperimenten ist festzuhalten, daß zu Versuchsende weniger als ein Drittel der eingesetzten Käfer an den Basidiomen zu finden war. Die Erfolgsquote der Käferbesiedlung an den dargebotenen Basidiomen kennzeichnet sich durch ein auffallend heterogenes Bild. Neben Flugkäfigversuchen mit sehr hohen Besiedlungsquoten (00.06: 88%, 00.07: 90%, 00.11: 80%), finden sich auch Versuche mit geringer Käferbesiedlung (00.03: 21%, 00.09: 23%).

Die Ergebnissen der Tabelle A32 zeigen, daß alle betrachteten Käfer der Arten *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* in allen Untersuchungseinheiten flächenanteilig mit signifikant mehr Individuen an den eingesetzten Basidiomen als in der übrigen Grundfläche des Flugkäfiges vorzufinden waren. Gleiche Ergebnisse wurden in den Analysen erzielt, in denen die Käfer getrennt nach ihrem männlichen (siehe Tabelle A33) beziehungsweise weiblichen Geschlecht (siehe Tabelle A34) beurteilt wurden. Lediglich bei den weiblichen Individuen von *G. affinis* ließ sich diese Aussage nicht bestätigen. In diesem Fall konnte von fünf eingesetzten weiblichen Tieren nur ein Weibchen an einem Basidiom wiedergefunden werden. Die Analysen verdeutlichen, daß die Tiere unter den gegebenen Bedingungen des Laborexperimentes die dargebotenen Pilzfruchtkörper diskriminieren können und sich an den Basidiomen ihrer Zielpilze ansiedeln. In dem Versuch 00.06 wurden an den zwei dargebotenen *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen zu Versuchsende jeweils 13 Männchen und 12 Weibchen beziehungsweise sieben Männchen und 13 Weibchen von *G. joyioides* festgestellt. Im Versuch 00.11 wurden an dem Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* 13 Männchen und 13 Weibchen von *G. gentilis* notiert. Weiterhin fanden sich im Versuch 00.012 an dem hier nicht vorbesiedelten *Megacollybia platyphylla*-Basidiom zu Versuchsende 12 männliche und neun weibliche Käfer von *G. gentilis*. Damit wurden in den Versuchen 00.06, 00.12 ein annähernd und im Flugkäfigexperiment 00.13 ein vollständig gleichverteiltes Geschlechterverhältnis von *G. joyioides* beziehungsweise *G. gentilis* an den in diesen Versuchen eingesetzten nicht vorbesiedelten Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* registriert.

3.4.2.2 Untersuchung der Präferenz für einen Fruchtkörper (Aggregationsverhalten bei Mehrfachangebot von Basidiomen auf engem Raum)

In dieser Untersuchung wurde das Verhalten der Käfer hinsichtlich der Möglichkeit einer Aggregation bei mehreren auf engem Raum verfügbaren Habitatressourcen betrachtet.

Dabei wurde überprüft, ob zu Versuchsende einer der dargebotenen Basidiome vermehrt von Käfern einer Art besiedelt war als die anderen Fruchtkörper. Zusätzlich wurde eine Abhängigkeit dieser möglichen Fruchtkörperpräferenz von dem Geschlecht untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungseinheit sind in den Tabellen A35 bis A37 für männliche und weibliche Staphyliniden zusammengefaßt und anschließend getrennt für die Geschlechter aufgelistet. Die beobachteten Ergebnisse zu dieser Untersuchung waren uneinheitlich. In Tabelle A35 ist für *G. gentilis* festzustellen, daß in einer Untersuchungen (Flugkäfigversuch 00.02) signifikant mehr Individuen an dem von *G. gentilis* am stärksten besiedelten Fruchtkörper zu finden waren als an den anderen drei Fruchtkörpern ($p < 0,01$). Im Versuch 00.13 ist das Aggregationsverhalten dieser Art, wenn auch nicht ausgeprägt ($p = 0,0797$), so doch als Tendenz erkennbar. Werden mit Tabelle A36 und A37 die beiden Geschlechter von *G. gentilis* getrennt betrachtet, so ließen sich im Versuch 00.02 bei den männlichen Tiere gleichfalls mehr Individuen an dem Fruchtkörper finden, der auch mit dieser Art stärker besiedelt war ($p < 0,001$). Beschränkte sich die Analyse im Versuch 00.13 auf das männliche Geschlecht, so ließ sich kein Effekt mehr nachzuweisen ($p > 0,3$). Für die weiblichen Tiere von *G. gentilis* läßt sich in keinem der beiden Experimente eine signifikant höhere Besiedlungsquote der Basidiome finden, an denen auch die meisten Käfer dieser Art vorgefunden wurden. Im Versuch 00.02 ist allerdings anzumerken, daß der Ausgangswert der Anzahl der zu berücksichtigenden weiblichen Tiere mit nur zwei Individuen außerordentlich gering war.

Für *G. joyioides* wurden in diesem Versuch folgende Ergebnisse festgestellt. Bei Berücksichtigung beider Geschlechter zusammen waren zu Ende des Versuchs in zwei (Flugkäfigversuch 00.02 und 00.03) der fünf Experimente an einem der dargebotenen Basidiome vermehrt Käfer vorzufinden. In beiden Versuchen wurden mit einem prozentualen Anteil kritischer Käfer von 78,95 Prozent beziehungsweise 88,89 Prozent hohe Signifikanzwerte nachgewiesen ($p < 0,001$ beziehungsweise $p < 0,01$). In den weiteren Flugkäfigversuchen wurden keine signifikanten Unterschiede in der Besiedlung der Basidiome zu Versuchsende nachgewiesen. Bei der Auswertung getrennt nach den Geschlechtern (Tabelle A36 und A37) waren im Versuch 00.02 mehr männliche Individuen an dem am stärksten mit Käfern besiedelten Basidiom festzustellen. In diesem Fall befanden sich zu Versuchsende alle elf Männchen der fruchtkörperbesiedelnden Käfer an einem der vier dargebotenen Basidiome. Bei den weiblichen Tiere befanden sich im Versuch 00.03 die sechs fruchtkörperbesiedelnden weiblichen Käfern nur an einem der dargebotenen Basidiome ($p < 0,01$). In den anderen drei Versuchen konnte eine derartige Präferenz eines Fruchtkörpers nicht festgestellt werden. Aus den Analysen geht hervor, daß die für beide Geschlechter aufgezeigten signifikanten Ergebnisse der Besiedlungspräferenz an einem der Basidiome in den Flugkäfigexperimenten 00.02 und 00.03 für die Art *G. joyioides* zum einen im Experiment 00.02 auf die Männchen, zum anderen hingegen im Experiment 00.03 auf die weiblichen Tieren zurückzuführen ist.

Bei *G. affinis* sammelten sich alle drei basidiombesiedelnden Käfer im Experiment 00.02 an einem Fruchtkörper. Aufgrund der insgesamt geringen im Versuch eingesetzten

Individuenzahl von sieben Käfern und der kleinen Zahl von relevanten Tieren ließ sich mit dem ermittelten Signifikanzniveau von 0,0739 jedoch lediglich eine Tendenz für eine aggregierende Besiedlungsstrategie an einem der dargebotenen Basidiome zeigen. Die geschlechterberücksichtigenden Untersuchungen bestätigten diese Tendenz aufgrund der geringen Käferzahlen nicht mehr.

Zusammenfassend ist somit festzustellen, daß sich die Käfer in den durchgeführten Untersuchungen nicht durchgängig an bestimmten Basidiomen der dargebotenen Pilzfruchtkörper mit einer erhöhten Individuenzahl sammelten. In einigen Fällen ließ sich jedoch eine überzufällige Konzentration von Käfern einer Art an bestimmten Basidiomen feststellen. Besonders ausgeprägt war die Fruchtkörperpräferenz über alle getesteten Käferarten im Flugkäfigversuch 00.02. Allerdings verteilten sich hier die Geschlechter der eingesetzten Arten ausgesprochen uneinheitlich am Basidiom. Vor dem Hintergrund einer insgesamt oftmals geringen Käferanzahl an den Basidiomen waren die Ergebnisse insbesondere bei den geschlechtsspezifischen Analysen uneinheitlich.

3.4.2.3 Untersuchung einer Fruchtkörperpräferenz bei männlichen Tieren für Pilzfruchtkörper, die mit weiblichen Tieren vorbesiedelt waren

Im Anlehnung an die zuvor dargestellte Überlegung, die untersuchte, ob im Laborversuch eine Konzentration von Käfern an einem bestimmten Basidiom erfolgt, wurde in der nachfolgenden Fragestellung überprüft, inwieweit eine Vorbesiedlung eines Basidioms mit weiblichen Tieren eine Auswirkungen auf die Ansiedlung der männlichen Käfer besitzt. Im Anhang verdeutlicht die Tabelle A38 ein heterogenes Ergebnis. Flugkäfigversuche in denen das umgekehrte Verhältnis überprüft werden sollte, fielen aufgrund der hier vorgefundenen hohen Käfersterblichkeit ($\geq 20\%$) aus der Auswertung.

Für *G. gentilis* war im Flugkäfigexperiment 00.12 keine signifikant höhere Anzahl männlicher Käfer an dem Fruchtkörper festzustellen, der mit weiblichen Tieren dieser Staphylinidenart vorbesiedelt war. Von den 16 zu Versuchsende pilzfruchtkörperbesiedelnden Männchen waren nur 25 Prozent an dem mit Weibchen vorbesiedelten Basidiom vorzufinden. Es bleibt anzumerken, daß zu Ende des Experimentes beide dargebotenen Pilzfruchtkörper sowohl von weiblichen als auch von männlichen Käfern besiedelt waren.

Männchen von *G. joyioides* wiesen im Experiment 00.07 eine starke Präferenz für die Ansiedlung an dem mit Weibchen vorbesiedelten Basidiom auf ($p < 0,001$). In diesem Flugkäfigversuch ließen sich von den 24 basidiombesiedelnden männlichen Tieren 22 Männchen an dem Pilzfruchtkörper nieder, der zu Beginn des Versuches manipulierend mit Weibchen vorbesiedelt worden war. Es ist darauf hinzuweisen, daß im Flugkäfigversuch 00.07 die manipulierend eingesetzten Weibchen keineswegs bis zum Versuchsende auf dem Basidiom verblieben, auf dem sie ursprünglich ausgebracht worden waren. Vielmehr fanden sich zum Ende des Versuches von den 25 eingesetzten weiblichen Käfern nur noch elf Tiere an ihrem ursprünglichen Basidiom. Die 14 weiteren Weibchen hatten sich während des Versuches von dem Ausgangsbasidiom entfernt und waren zu dem zweiten, ursprünglich von

weiblichen Käfern freien, dargebotenen Fruchtkörper übergesiedelt. Im Flugkäfigversuch 00.08, in dem als potentielle Zielpilze zwei Basidiome von *Amanita rubescens* eingesetzt worden waren, waren am Ende des Experimentes nur acht von den 20 eingesetzten Männchen an dem mit Weibchen vorbesiedelten Fruchtkörper anzutreffen. Diese Anzahl kritischer männlicher Käfer erwies sich nicht unterschiedlich zu der Anzahl von 12 Männchen, die an dem anderen dargebotenen Basidiom vorgefunden wurden. In diesem Versuch hatten am Ende des Versuches elf der ursprünglich 25 manipulierend auf einem Basidiom eingesetzten weiblichen Tieren diesen Fruchtkörper verlassen. Von diesen elf Weibchen hatten sich wiederum drei auf dem zweiten ursprünglich unbesiedelten *Amanita rubescens*-Basidiom angesiedelt. In beiden Experimenten zeigte sich, daß Weibchen von *G. joyioides* während des Versuches den Fruchtkörper verlassen haben, an dem sie zu Beginn des Experimentes ursprünglich angesiedelt worden waren.

3.4.2.4 Untersuchung der Ansiedlungspräferenz bei Ziel- und Nichtzielpilzen

In diesem Versuch 00.13 wurde untersucht, ob im Wahlversuch die Kurzflügelkäfer eine Präferenz für den Fruchtkörper des Zielpilzes *Megacollybia platyphylla* zeigen, wenn auch Basidiome von hier als „Nichtzielpilze“ definierten Arten (siehe geringe *Gyrophaena*-Funde an Fruchtkörpern dieser Pilzgruppe bei RUSCH, 1990; andererseits aber Fundnachweise bei ASHE, 1984b und SCHERPEELTZ und HÖFLER, 1948) aus der Ordnung der Russulales (*Lactarius blennius* und *Russula* sp.) dargeboten wurden. Die in Tabelle A39 im Anhang zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß am Versuchsende die beiden Arten *G. gentilis* und *G. joyioides*, sowohl bei den weiblichen Käfern als auch beide Geschlechter zusammenfassend mit signifikant mehr Individuen an den beiden Basidiomen der Zielpilzart *Megacollybia platyphylla* zu finden waren. Wurden nur die männlichen Käfer betrachtet, bestätigte sich diese Präferenz mit Signifikanzwerten von $p=0,0637$ beziehungsweise $p=0,1267$ bei *G. gentilis* und *G. joyioides* in unterschiedlicher Tendenz.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß im Laborexperiment der Flugkäfigversuche die eingesetzten *G. joyioides* und *G. gentilis* den Zielpilz *Megacollybia platyphylla* von den Nichtzielpilzen *Lactarius blennius* und *Russula* sp. diskriminieren und diesen bevorzugt besiedelten. Lediglich bei der alleinigen Betrachtung der Männchen von *G. joyioides* wurde in dem Versuch diese Besiedlungspräferenz auch nicht in einer Tendenz sichtbar.

3.4.2.5 Untersuchung der Ansiedlungspräferenzen bei Basidiomen zweier Zielpilzarten: *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

In einem weiteren Experiment wurde der vorhergehende Untersuchungsansatz aufgegriffen und analysiert, wie sich *G. gentilis* hinsichtlich einer Ansiedlungspräferenz bei Darbietung zweier Zielpilzarten (*Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*) verhält. Die Ergebnisse dieser Analyse aus den Flugkäfigexperimente 00.09 und 00.11 sind in Tabelle A40 niedergelegt. Bei Betrachtung des Experimentes 00.09 ist zu beobachten, daß insgesamt nur wenige Käfer (23,33%) von *G. gentilis* die dargebotenen Basidiomen besiedelten. Von den 60 eingesetzten Käfern fanden sich zum Ende des Versuches lediglich

9 Tiere an den zu betrachtenden zwei nicht vorbesiedelten Pilzfruchtkörpern. Der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* war stärker besiedelt als das Basidiom von *Marasmius alliaceus* (7 Tiere : 2 Tiere). Bezogen auf die anteilige Grundfläche der beiden Fruchtkörper erwies sich dieser Besiedlungsunterschied jedoch als nicht signifikant. Auch der zweite manipulativ zu Versuchsbeginn mit sieben weiblichen und drei männlichen Käfern der Art *G. gentilis* vorbesiedelte *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper hatte offenkundig keine erhöhte Attraktivität. Zu Versuchsende war dieses Basidiom lediglich mit vier Weibchen und einem Männchen besiedelt.

Der Flugkäfigversuch 00.11 erbrachte ein anderes Ergebnis. Mit 80,00% der im Versuch eingesetzten *G. gentilis* waren zu Ende des Experimentes weit mehr Käfer an Basidiomen vorzufinden als in dem vorherigen Versuch. Dabei lag die Anzahl der kritischen Käfer am Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* mit jeweils 13 männlichen und weiblichen Tieren deutlich über der Käferanzahl, die an den drei weiteren nicht vorbesiedelten *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern angetroffen wurden. In einem Nebenaspekt sei hier auf das im Verhältnis 1:1 ausgeglichene Geschlechterverhältnis am Basidiom von *Megacollybia platyphylla* hingewiesen. Insgesamt wurden an den vier dargebotenen nicht vorbesiedelten Basidiomen 21 männliche und 18 weibliche Käfer festgestellt. Es ließ sich somit hier sowohl für die Geschlechter zusammen ($p < 0,001$) als auch nach Geschlecht getrennt (Weibchen: $p < 0,01$; Männchen $p < 0,05$) zeigen, daß zu Versuchsende insgesamt signifikant mehr Käfer an dem einen Basidiom von *Megacollybia platyphylla* zu finden waren als an den drei Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus*. Der vierte zu Versuchsbeginn mit acht Weibchen und zwei Männchen vorbesiedelte und deshalb in den Auswertungsschritt nicht miteinbezogene Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* war hinsichtlich einer eigenen Käferattraktivität indifferent. Zu Versuchsende wurden vier Weibchen und vier Männchen an dem Basidiom nachgewiesen.

Die Ergebnisse der Untersuchung zu einer Ansiedlungspräferenz bei zwei angebotenen Zielpilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* erwiesen sich als unterschiedlich. Während im Versuch 00.09 für *G. gentilis* keine signifikant erhöhte Besiedlungszahl der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome gegenüber den *Marasmius alliaceus* Basidiomen festzustellen war, wurde im Versuch 00.11 eine deutliche Ansiedlungspräferenz für diese Käferart an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* deutlich. Diese auf den ersten Blick widersprüchlichen Ergebnisse müssen jedoch vor dem Hintergrund der jeweiligen Erfolgsquote bei der Käferansiedlung an den dargebotenen Basidiomen betrachtet werden. Wurde im Versuch 00.09 nur eine Quote von 23,33 Prozent erreicht, so lag diese im Versuch 00.11 hingegen bei 80,00 Prozent.

3.4.3.6 Zusammenfassung der Ergebnisse der Flugkäfigversuche

Mit diesen Versuchen galt es zu untersuchen, ob das experimentelle Design der Flugkäfigversuche geeignet ist, um die Besiedlungsstrategien der *Gyrophaeenae* an den ephemeren Basidiomen der agaricoiden Pilze detaillierter zu beschreiben. Es wurde das Verhalten der Kurzflügelkäfer (*G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis*) bei der Darbietung von

verschiedenen Pilzfruchtkörpern und unter unterschiedlichen experimentellen Manipulationen betrachtet.

Zunächst wurde festgestellt, daß die Kurzflügelkäfer im Laborexperiment ihre Flugaktivität erst bei einer Temperatur von über 14 Grad und verstärkt bei einer Temperatur von 18 Grad aufnehmen. Die eingesetzten Käfer suchten die angebotenen Pilzfruchtkörper in der überwiegenden Zahl der Versuche überzufällig auf. Die Ergebnisse der zu den verschiedenen Fragestellungen durchgeführten Experimente waren aufgrund der zwischen den einzelnen Experimenten erheblich divergierenden Besiedlungsquoten heterogen. Nichtsdestotrotz konnten jedoch anhand einiger ausgewählter Ergebnisse interessante Einblicke in das Besiedlungsverhalten der Käfer gewonnen werden.

Zunächst war in den einzelnen Versuchen eine auffallende Schwankung in der Besiedlungsquote der Käfer an den dargebotenen Zielbasidiomen feststellbar. Gleichwohl zeigen die durchgeführten Versuche in deutlicher Weise, daß die *Gyrophaeae* unter den Laborbedingungen die dargebotenen Basidiome diskriminieren können. In den Experimenten 00.06, 00.12 war eine annähernde und im Experiment 00.11 sogar eine außerordentliche Gleichverteilung der Geschlechter von *G. joyioides* beziehungsweise von *G. gentilis* im Verhältnis 1:1 auf dargebotenen *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen zu verzeichnen. Die Zielpilzart *Megacollybia platyphylla* wurde von den Käfern der Arten *G. gentilis* und *G. joyioides* gegenüber anderen angebotenen Pilzarten mit erhöhter Präferenz besiedelt (00.13). Darüber hinaus zeigte Experiment 00.11, in dem ein Vergleich der Besiedlung bei Angebot der Zielbasidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* studiert wurde, bei *G. gentilis* eine auffällige Besiedlungspräferenz für den Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Im Versuch 00.09 wurde unter einem gleichen Versuchsdesign diese Besiedlungspräferenz bei *G. gentilis* für Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* jedoch nicht nachgewiesen. Gerade in diesem Untersuchungskomplex wurde eine Erklärungsmöglichkeit für die Heterogenität der Versuchsergebnisse der Flugkäfigexperimente bei den einzelnen Fragestellungen offenkundig. Hohe und zwischen den Einzelexperimenten schwankende Ausfälle in der Besiedlungsquote der Käfer an den Basidiomen verzerrten die Ergebnisse in den Flugkäfigexperimenten.

Die Ergebnisse zu der Fragestellung, ob sich die Käfer im Zeitverlauf des Experimentes an einem der dargebotenen Basidiome aggregierend sammeln, verdeutlichen ein Aggregationsverhalten der Arten *G. gentilis*, *G. joyioides* und *G. affinis* in den Flugkäfigversuchen 00.02 und 00.03. Weiterhin konnte im Flugkäfigversuch 00.07 bei Männchen der Art *G. joyioides* eine erhöhte Ansiedlung an dem mit Weibchen der gleichen Art vorbesiedelten Fruchtkörper festgehalten werden.

Nachfolgend wird eine kurze Verhaltensbeobachtung der Ansiedlungsweise der Käfer beschrieben. In einigen Experimenten erreichten erste Käfer innerhalb einer Zeitspanne von nur wenigen Minuten nach dem Einsetzen die dargebotenen Pilzfruchtkörper fliegend und ließen sich an diesen nieder. Nach Erreichen der Fruchtkörper am Stiel oder auf der Hutoberfläche begaben sich die Käfer auf direktem Weg zu ihrem eigentlichen Ansiedlungsort, dem Raum zwischen den Lamellen. Es ist zu erwähnen, daß bei diesen

Beobachtungen die Annäherung an den Pilzfruchtkörpern eher einem zufälligen als zielgerichtetem Anflugmuster entsprach. Es war durchaus häufig zu beobachten, daß nahe bei den Basidiomen befindliche Käfer wieder eine andere Richtung einschlugen. Selbst dann, wenn sie sich in der unmittelbaren Nähe des Fruchtkörpers befanden, auf dem sie sich später doch niederließen, schwenkten die Käfer häufig nochmals ab und flogen immer wieder in eine völlig andere Ecke des Flugkäfiges. Auch bei Beendigung des jeweiligen Experimentes ließen sich fliegende Käfer in den Käfigen finden. Häufig prallten die fliegenden Käfer gegen die vertikalen Wände des Flugkäfiges und stürzten zu Boden. Aufgrund dieser Kollisionen wurden zu Versuchsende die nicht an den Basidiomen siedelnden Käfer hauptsächlich in den unmittelbaren Randbereichen der Flugkäfige vorgefunden. Das Versuchsdesign der Flugkäfigexperimente war somit durch einen nicht unerheblichen Randeffect belastet. Trotz des Randeffectes konnte in einzelnen Flugkäfigexperimenten eine erstaunliche Ansiedlungsquote der Käfer an den dargebotenen Zielbasidiomen von 80 Prozent, 88 Prozent und sogar von 98 Prozent erzielt werden.

3.5 Die Interaktionssysteme der Staphyliniden *G. joyioides* und *G. gentilis* mit den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

In nachfolgenden Punkten werden die Einzelergebnisse aus Freiland- und Laborbeobachtungen, die bei der Analyse der Interaktionssysteme erfaßt wurden, dargestellt. Dabei ist es unvermeidlich, an einigen Stellen bereits unter vorangehenden Punkten dargestellte Ergebnisse aufzugreifen, um die entsprechenden Interaktionselemente in die hier angestrebte Erfassung des gesamten Lebenszyklus` der behandelten Käfer zu integrieren. Zur Gewährleistung einer übersichtlichen Darstellung der Ergebnisse wird der Lebenszyklus in einzelne Abschnitte gegliedert die getrennt behandelt werden.

3.5.1 Anflug auf Pilzfruchtkörper

Von den insgesamt 39 Exkursionen, auf denen Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gefunden wurden, wurden nur während zwei Exkursionen schwärmende Käfer der Gattungen *Gyrophana* und *Oxypoda* beobachtet. In beiden Fällen flogen die Käfer in der unmittelbarer Nähe von *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern. Die Käfer befanden sich dabei stetig in Flughöhen, die kaum über 60cm (gemessen von der Bodenhöhe) hinausreichten. Am 10.06.1999 konnte so im Naturwaldreservat Schönbuche in der Zeit zwischen 16.00 und 18.00 Uhr eine größere Anzahl von Käfern der oben genannten Gattungen in der Dauerbeobachtungsfläche vier festgestellt werden. Es herrschte eine Außentemperatur von 16,5°C und Windstille. Die zweite Beobachtung schwärmender Käfer gelang im Naturwaldreservat Niddahänge am 24.06.1999 gleichfalls zwischen 16.00 und 18.00 Uhr in einem Fruchtkörpercluster von *Megacollybia platyphylla*. Bei dieser Beobachtung waren jedoch deutlich weniger schwärmende Käfer als im erstgenannten Fall

zu verzeichnen. Es herrschte eine Außentemperatur von 13,5°C und leichte Windbewegung. Innerhalb der schwärmenden Käfer wurden sowohl männliche als auch weibliche Individuen festgestellt.

In beiden Situationen erfolgte der Anflug der Käfer auf die Basidiome nach einem vergleichbaren Muster. Ein direkter Anflug der Basidiome war selbst bei in unmittelbarer Nähe der Fruchtkörper fliegenden *Gyrophaeanae* nur in seltenen Fällen festzustellen. Vielmehr umflogen die schwärmenden Käfer die Basidiome immer wieder in Schleifen, wobei sie sich den Fruchtkörpern immer wieder deutlich annäherten, sich jedoch dann wieder entfernten. Oftmals ließen sich die Käfer in der Laubstreu in der Nähe der Basidiome nieder, um anschließend erneut zu starten, die Basidiome zu umfliegen und schließlich wiederum im Laub zu landen. Landeten die Käfer letztendlich auf der Hutoberfläche eines Basidioms, eilten sie zumeist rasch zum Außenrand des Fruchtkörperhutes, um schließlich zwischen den Pilzlamellen zu verschwinden. Dieses negative phototaktische Verhalten konnte auch im Laborexperiment nachgewiesen werden. Werden in Hälterungsschalen Materialien wie kleine geknickte Papierschnipsel eingebracht, so strebten die in der Schale zunächst ohne Deckung gehaltenen Käfer rasch auf dieses Material zu, um hier Unterschlupf zu finden.

3.5.2 Aggregation der Käfer an Pilzfruchtkörpern

In den Punkten 3.2.1.4 und 3.3.3.1 und auch in Teilen in Punkt 3.4.2.2 wurde herausgestellt, daß die Käfer an Pilzfruchtkörpern aggregieren. So konnten bei *G. joyioides* Individuenzahlen von über 800 Käfern an einem Basidiom von *Megacollybia platyphylla* gefunden werden. Der Fund eines Fruchtkörpers von *Amanita rubescens* lieferte ein Beispiel, daß sich die Aggregation der Käfer nicht nur auf Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* beschränkt. Am 14.07.1999 wurde im Untersuchungsgebiet Lahnberge zu einem Zeitpunkt allgemein geringer Pilzfruktifikation ein in die Optimalphase (Alterskategorie zwei) einklassifiziertes, einzeln stehendes Basidiom von *Amanita rubescens* gefunden, das mit Käfern der Gattung *Gyrophaeana* besiedelte war. Gleichwohl während dieser Begehung weitere Basidiome von *Amanita rubescens* der gleichen Alterskategorie gesammelt wurden, war nur dieser eine einzeln stehende Fruchtkörper mit Käfern besiedelt. Von diesem einen Basidiom konnten schließlich 245 Käfer abgesammelt werden, welche acht Arten der Gattung *Gyrophaeana* repräsentierten. In Tabelle 51 werden die vorgefundenen Individuenzahlen und die dazugehörigen Arten angeführt.

Tabelle 51: Anzahl und Dominanz der Käferfunde der acht Arten der Gattung *Gyrophaeana* an einem einzeln stehenden Basidiom von *Amanita rubescens* der Optimalphase (Phase 2). Fundort: Lahnberge, Funddatum: 14.07.99. Weitere Erläuterungen im Text.

	<i>G. joyioides</i>	<i>G. gentilis</i>	<i>G. affinis</i>	<i>G. angustata</i>	<i>G. minima</i>	<i>G. nana</i>	<i>G. fasciata</i>	<i>G. bihamata</i>
<i>Amanita rubescens</i>	55	92	59	5	3	16	8	7
Dominanz	22,4%	37,6%	24,1%	2,0%	1,2%	6,5%	3,3%	2,9%

Das dargestellte Ergebnis dokumentiert eine interspezifische Besiedlung von *Gyrophæna*-Arten an dem *Amanita rubescens*-Basidiom. Gleichzeitig werden aber auch die Unterschiede in den Individuenzahlen der jeweiligen Arten und somit in den Dominanzen deutlich. Lediglich *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* lassen sich in diesem Fund nach den Dominanzskalierungen von ENGELMANN (1979) als Hauptarten ausweisen, während die anderen Arten als Begleitarten einzuklassifizieren sind. Interessant ist ferner, daß bei diesem Fund *G. gentilis* den höchsten Dominanzwert aufweist und *G. affinis* und *G. joyioides* annähernd gleiche Dominanzwerte besitzen, wobei der Wert von *G. affinis* sogar den von *G. joyioides* übertrifft. Diese Einzelbeobachtung an dem Fruchtkörper von *Amanita rubescens* spiegelt im Gegensatz zur Gesamtauswertung der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörperfunde eine verschobene Dominanzklassifizierung bei den *Gyrophænae* wider.

3.5.3 Einfluß klimatischer Faktoren bei der Käferansiedlung an Pilzfruchtkörpern

Klimatische Faktoren spielen bei der Besiedlung der Pilzfruchtkörper durch die Käfer eine nicht zu unterschätzende Rolle. Nachfolgend sind einige Beobachtungen, die diese Einflußnahme widerspiegeln, dargestellt. Es ließ sich feststellen, daß mit Käfern besiedelte Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* kaum gefunden wurden, wenn zum Zeitpunkt der Aufsammlungen im Gebiet stärkere Regenfälle niederging (siehe hierzu auch Punkte 3.2.1.3.1.1 und 3.3.2.2.1.1).

Im Zusammenhang mit dem klimatischen Faktor Regen ist ein weiterer Sachverhalt von Bedeutung. So war im Herbst 1998 eine hohe Pilzfruktifikation aufgrund anhaltender feuchter Witterung zu beobachten. Es zeigte sich jedoch, daß diese hohe Pilzfruktifikation nicht mit einer gleichfalls hohen Besiedlung der Basidiome mit Staphyliniden (*Gyrophæna*, *Oxypoda*) korreliert war. Im Untersuchungsgebiet Lahnberge wurde in jenem Herbst eine überaus reiche Pilzfruktifikation festgestellt. Insbesondere Pilzarten wie *Lepista nebularis* (Batsch: Fr.) Harmaja oder *Lepista nuda* (Bull.: Fr.) Cke., deren Fruchtkörper zu diesem Zeitpunkt in zahlreichen großen Hexenringen auftraten, wiesen bei der anhaltenden Regenfeuchte nur sehr vereinzelte oder gar keine Käfer der beiden Staphylinidengattungen an ihren Fruchtkörpern auf, gleichwohl Basidiome dieser Pilzart – wie Aufsammlungen aus anderen Jahren belegten – durchaus von diesen Käfern besiedelt werden.

Auch mikroklimatische Faktoren, die am jeweiligen kleinräumigen Fruktifikationsstandort herrschen, können eine Insektenansiedlung an den Basidiomen beeinflussen. Es war festzustellen, daß, sofern Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* oder *Marasmius alliaceus* in einem der Untersuchungsgebiete zu einem gegebenen Zeitpunkt von Käfern besiedelt waren, auch weitere Basidiome dieser Pilzarten zu diesem Zeitpunkt im Gebiet Käfer aufwiesen. So wurden am 03.06.1998 bei einer Begehung von sechs Beobachtungsflächen im Naturwaldreservat Schönbuche an den vorgenommenen Fruchtkörperaufsammlungen stetig Käfern aufgefunden. Im Gegensatz zu dieser Beobachtung stehen jedoch die Erhebungen auf der Dauerbeobachtungsfläche acht. Das

Ergebnis der Auswertung der Staphylinidenbesiedlung in diesem Fruchtkörpercluster, das aus sechs Basidiomen bestand, ist in Tabelle 52 angeführt.

Tabelle 52: Käferbesiedlung von Basidiomen in einem Fruchtkörpercluster von *Megacollybia platyphylla*. Aufsammlung am 03.06.1998. Untersuchungsgebiet Schönbuche, Dauerbeobachtungsfläche 8.

Pilzart	Alters-kategorie	Hutdurch-messer 1	Hutdurch-messer 2	Gewicht	Dipteren-larvenfraß	Schnek-kenfraß	Käfer-anzahl
<i>Megacollybia platyphylla</i>	2	10,5 cm	10,5 cm	36,0 g	1	1	0
	2	11,5 cm	7,5 cm	37,5 g	0	3	0
	2	11,0 cm	10,5 cm	43,0 g	1	1	0
	2	5,0 cm	5,0 cm	12,0 g	0	0	1
	2	11,0 cm	10,5 cm	55,5 g	0	1	0
	2	14,0 cm	13,0 cm	103,5 g	1	1	0

Gleichwohl sich alle Basidiome in diesem Fruchtkörpercluster im Optimalzustand (Alterskategorie 2) befanden, war hier ein fast vollständiger Besiedlungsausfall aller Basidiome in diesem Cluster zu registrieren. Als einziger Unterschied zwischen den an diesem Tag im Waldgebiet Schönbuche besiedelten Fruchtkörperclustern und diesem nicht besiedelten Basidiomcluster war ein deutlicher Strukturunterschied am Fruktifikationsstandort zu verzeichnen. Die Dauerbeobachtungsfläche acht (siehe Abbildung 28) charakterisiert sich durch fehlenden Kronenschluß aufgrund gestürzter Rotbuchen und somit durch mangelnde Beschattung. Eine derartige Beschattung durch das geschlossene Kronendach umstehender Buchen war hingegen an den weiteren Sammlungsstandorten, in denen Käfer am Basidiom zu finden waren, beständig gegeben. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die fehlende Beschattung der Dauerbeobachtungsfläche acht und das dadurch bedingte Potential einer rascheren Austrocknung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* als Ursache für die ausbleibende Käferbesiedlung anzusehen ist.

3.5.4 Ansiedlung, Verteilung und Nahrungsaufnahme der Käfer an Pilzfruchtkörpern

Nach erfolgtem Anflug an den Pilzfruchtkörper, der hauptsächlich auf der Hutoberfläche, jedoch auch am Fruchtkörperstiel erfolgen kann, streben die Käfer rasch den Lamellen des Basidioms zu. Bei ihrer Ansiedlung zwischen die Lamellen war zu beobachten, daß sich die Staphyliniden ventral der Oberfläche des Hymeniums der einen Lamellenwand und dorsal der gegenüberliegenden Hymenialoberfläche der weiteren Lamellenwand einstellen. Die Abbildungen 47 und 48 veranschaulichen diese Art der Ansiedlung bei Käfern der Gattung *Gyrophaena* zwischen den Lamellen eines Fruchtkörpers von *Megacollybia platyphylla*.

Es war auffällig zu beobachten, daß sich die Käfer in gleicher Weise sowohl zwischen den eher weit auseinander liegenden Lamellen der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* als auch zwischen den eng stehenden Lamellen der Fruchtkörper von *Pluteus cervinus* oder *Amanita rubescens* ansiedelten. Bei Störungen, beispielsweise durch stärkere Erschütterungen der Fruchtkörper, nutzten die Käfer zwei Möglichkeiten der Flucht.

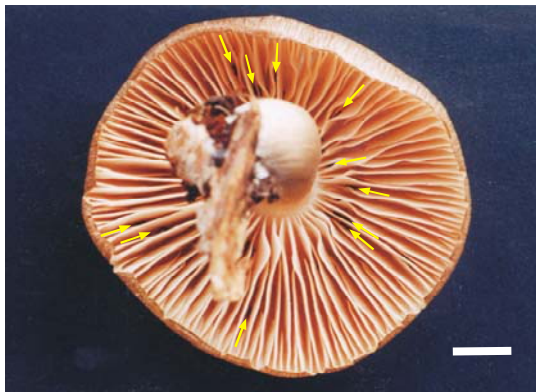


Abbildung 47: Ansicht eines *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpers von unten. Zwischen den Lamellen sind Käfer der Gattung *Gyrophaena* zu erkennen. Zur erleichterten Übersicht über die Ansiedlung sind einige der Käfer mit gelben Pfeilen gekennzeichnet. Teilstrich: 1,0cm.

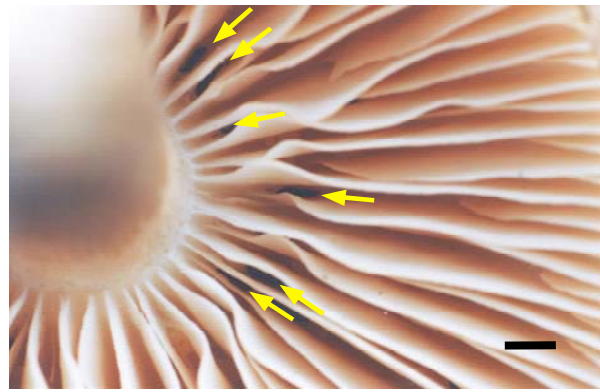


Abbildung 48: Ausschnittsvergrößerung der Abbildung 47. Käfer der Gattung *Gyrophaena* sind mit gelben Pfeilen gekennzeichnet. Es wird deutlich, daß sich die Käfer in einzelnen von Lamellen abgegrenzten Lamellenfächern ansiedeln. Teilstrich: 0,2cm.

So war zu beobachten, daß sich die beunruhigten Käfer einfach aus den Lamellen zu Boden fallen ließen, um sich anschließend in der Laubstreu zu verbergen. Andere Käfer zogen sich tief zwischen die Lamellen zurück. Dabei bevorzugten sie Lamellenbereiche in der Nähe des Fruchtkörperstiels und solche Stellen, an denen zwei gegenüberliegende Hymenialoberflächen in Teilbereichen miteinander verwachsen waren und einen darunterliegenden kleinen Hohlraum bildeten.

Siedelte sich eine größere Anzahl von Käfern an einem Pilzfruchtkörper an, so war zu beobachten, daß sich die Tiere zumeist deutlich getrennt in den einzelnen, von den Lamellen abgegrenzten Fächern aufhielten. Kamen mehrere Tiere innerhalb eines Lamellenfaches in unmittelbaren Kontakt, so rückten sie wieder auseinander und hielten Abstand. Eine Trennung der verschiedenen Käferarten in unterschiedliche Sektoren des Fruchtkörperhutes war nicht zu beobachten. Selbst in einem Lamellenfach wurden verschiedene Arten der Gattung *Gyrophaena* vorgefunden.

Während der Nahrungsaufnahme liefen die *Gyrophaenae* langsam über die Lamellenoberfläche. Der Kopf war dabei direkt auf die darunter liegende Hymenialfläche abgesenkt. Die Maxillen wurden in vibrierenden Bewegungen über die Basidienschicht mit den aufsitzenden Sporen bewegt. In der seitlichen Beobachtung der Fraßtätigkeit erschien es, als würden durch die Bewegung abgefallene oder abgelöste Basidiosporen auf der Basidienoberfläche vor der Mundöffnung zusammengefeßt und aufgenommen. Es konnten jedoch im Gegensatz zu dem beobachteten Fraßverhalten der *Gyrophaena*larven, bei denen regelrecht ausgefräste Fraßspuren auf der Lamellenoberfläche entstanden, keine augenfällig sichtbar zurückbleibenden Fraßspuren auf der Hymenialoberfläche festgestellt werden.

Bei der Analyse des Inhalts des Hinterdarms der Käfer wurden keine Sporen oder Sporenreste der besiedelten Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gefunden. Es ist an dieser Stelle jedoch zu bemerken, daß bei den vorgenommenen Untersuchungen überhaupt keinerlei Nahrungsreste im Hinterdarm festgestellt wurden. Dieser Befund steht im Gegensatz zu Ergebnissen bezüglich gleichfalls in dieser Hinsicht

analysierter Käferarten (*Atheta* spp., *Geotrupes stercorosus*, *O. alternans*, *Rhizophagus* spp.), die von Fruchtkörpern der Gattung *Pholiota* gesammelt wurden. In diesen Studien hoben sich Nahrungsreste wie die dunklen Basidiosporen, Reste von weiteren Pilzsporen und Hyphenbruchstücke genauso wie Cuticulareste von Dipterenlarven oder Collembolen deutlich im Hinterdarm hervor.

3.5.5 Fundorte und Fundzeiten: *Gyrophana* spp.

Fundorte und Fundzeiten liefern wichtige Hintergrundinformation bei der Beschreibung und Analyse der Lebensweise der mit agaricoiden Pilzen assoziierten *Gyrophana* spp. Zunächst wird in Tabelle 53 dargelegt, in welchen Monaten eines Jahres *G. joyioides* und *G. gentilis* während des Untersuchungszeitraums Juli 1997 bis Juli 2000 gefunden werden konnten.

Tabelle 53: Funde von *G. joyioides* und *G. gentilis* während des Untersuchungszeitraumes Juli 1997 bis Juli 2000 in den Untersuchungsgebieten Lahnberge, Niddahänge und Schönbusche. X: hohe Anzahl von Käferfunden mit z.T. hohen Individuenzahlen an *Megacollybia platyphylla*- bzw. *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern. x: Einzelfunde, Funde z.B. in der Laubstreu.

Art	Monate eines Jahres											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>G. joyioides</i>					X	X	X	X	X	x		
<i>G. gentilis</i>					X	X	X	X	X		x	

Die beide Käferarten *G. joyioides* und *G. gentilis* wurden in den Untersuchungsgebieten und während des Untersuchungszeitraums in den Monaten Mai bis September mit zum Teil hoher Stetigkeit und hoher Individuenzahl gefunden. In den Monaten Oktober und November dünnten sich die Funde deutlich auf nun mehr Einzelfunde mit sehr geringen Individuenzahlen aus. Der angegebene Zeitraum von Mai bis November spiegelt somit den Zeitraum wider, in welchem beide Käferarten potentiell an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* vorkommen können. Aufgrund der Fundzahlen liegt jedoch der Schwerpunkt einer Fruchtkörperbesiedlung in den Monaten Mai bis September.

Dieses mehrmonatige potentielle Besiedlungsmuster wirft die Frage auf, wo sich die Insekten während der Zeitspannen aufhalten, in denen aufgrund mangelnder Fruktifikation die Basidiome der beiden Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* nicht zur Verfügung stehen. Eine Möglichkeit bestünde in der Besiedlung anderer Pilzarten. Funde von *Gyrophana* spp. an Fruchtkörpern weiterer agaricoider Pilzarten bestätigen diese Annahme. Gleichzeitig stellt sich bei diesen Besiedlungsfunden jedoch die Frage, warum dann diese Pilzfruchtkörper, die durchaus in einigen Zeitintervallen gemeinsam mit *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* nebeneinander fruktifizieren, nicht fortwährend mit den Käfern besiedelt sind? Die nachfolgende Tabelle 54 listet die verschiedenen Pilzarten auf, an deren Basidiomen Staphyliniden der Gattung *Gyrophana* gefunden wurden. Da diese Aufsammlungen lediglich in einem Nebenaspekt erfolgten, erhebt die Liste der Tabelle 54 keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Vielmehr soll ein

Eindruck darüber vermitteln werden, welche weiteren Basidiome im Spektrum der agaricoiden Pilzarten von den *Gyrophaeae* besiedelt wurden und inwieweit diese Besiedlung in unterschiedlicher Konstanz und Intensität erfolgte. Anhand der Aufsammlungsdaten erfolgte eine Einschätzung über den möglichen Assoziationsgrad der Käfer zu den Basidiomen der Pilzarten.

Tabelle 54: Basidiome von agaricoider Pilzarten, die in der Untersuchung mit Käfern der Gattung *Gyrophaeae* besiedelt waren. Die vierte Spalte beschreibt eine Einschätzung des Assoziationsniveaus (As.-niveau) zwischen den Basidiomen der aufgeführten Pilzarten und Käfern der Gattung *Gyrophaeae* vor. o: keine Assoziation, Zufallsfunde; + (?): Assoziation möglich, *Gyrophaeae*-Funde mit geringer Besiedlungskonstanz bzw. zu seltene Fruchtkörperfunde, um genauere Einschätzung vornehmen zu können; +: Assoziation schwacher Ausprägung, *Gyrophaeae*-Funde erhöhter Konstanz; + (?)* Assoziation schwacher Ausprägung, auffällige Beziehung zu *G. affinis*; ++: Assoziation deutlich ausgeprägt, Funde mit hoher Individuenzahl und hoher Konstanz; n. u.: nicht untersucht.

Nr.	Familie	Pilzart	As.-niveau	Larvenfunde
1	Tricholomataceae	<i>Armillaria mellea</i> agg. (Vahl: Fr.) Karst.	O	-
2		<i>Clitocybe odora</i> (Bull.: Fr.) Kumm.	+ (?)*	+
3		<i>Collybia dryophila</i> (Bull.: Fr.) Kumm.	+ (?)	+
4		<i>Collybia maculata</i> (Alb. & Schw.: Fr.) Kumm.	+ (?)	n. u.
5		<i>Collybia peronata</i> (Bolt.: Fr.) Sing.	O	-
6		<i>Lepista nebularis</i> (Batsch: Fr.) Harmaja	+	+
7		<i>Lepista nuda</i> (Bull.: Fr.) Cke.	+	n. u.
8		<i>Lyophyllum connatum</i> (Schum.: Fr.) Sing.	+ (?)	+
9		<i>Marasmius alliaceus</i> (Jacq.: Fr.) Fr.	++	+
10		<i>Marasmiellus ramealis</i> (Bull.: Fr.) Sing.	O	-
11		<i>Megacollobia platyphylla</i> (Per.: Fr.) Kotl. & Pouz.	++	+
12		<i>Mycena crocata</i> (Schrad.: Fr.) Kumm.	O	-
13		<i>Mycena galericulata</i> (Scop.: Fr.) Gray	+ (?)	+
14		<i>Mycena pura</i> (Pers.: Fr.) Kumm.	+ (?)	n. u.
15		<i>Oudemansiella radicata</i> (Rehman: Fr.) Sing.	O	-
16		<i>Tricholoma sulphureum</i> (Bull.: Fr.) Kumm.	+ (?)	-
17		<i>Tricholoma ustale</i> (Fr.: Fr.) Kumm.	+ (?)	-
18	Pluteaceae	<i>Pluteus cervinus</i> (Schaeff.) Kumm.	++	+
19		<i>Pluteus salicinus</i> (Pers.: Fr.) Kumm.	+ (?)	n. u.
20	Amanitaceae	<i>Amanita rubescens</i> (Pers.: Fr.) Gray	+ (?)	+
21	Agaricaceae	<i>Macrolepiota rachodes</i> (Vitt.) Sing.	O	-
22	Coprinaceae	<i>Psathyrella piluliformis</i> (Bull.: Fr.) P.D. Ort.	O	-
23	Strophariaceae	<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.: Fr.) Kumm.	+ (?)	+
24		<i>Hypholoma sublateralitium</i> (Fr.) Quél.	+ (?)	+
25		<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.: Fr.) Sing. & Sm.	+ (?)	+
26		<i>Pholiota aurivella</i> (Batsch: Fr.) Kumm.	O	-
27	Cortinariaceae	<i>Galerina</i> sp.	O	-
28		<i>Gymnopilus penetrans</i> (Fr.: Fr.) Murr.	+ (?)	+
29		<i>Rozites caperatus</i> (Pers.: Fr.) Karst.	+ (?)	+

Die Tabelle 54 veranschaulicht, daß in den drei Untersuchungsgebieten 29 Pilzarten aus acht Pilzfamilien gefunden wurden, an deren Fruchtkörper Käfer der Gattung *Gyrophana* vorkamen. Mit 17 Pilzarten ist die Familie der Tricholomataceae bei den besiedelten Pilzfamilien am häufigsten vertreten. Es folgen die Strophariaceae (vier Pilzarten), Cortinariaceae (drei Pilzarten), Pluteaceae (zwei Pilzarten) und die Amanitaceae, Agaricaceae und Coprinaceae mit jeweils einer Pilzart.

Bei der Betrachtung des in der vierten Spalte dargestellten Assoziationsniveaus der *Gyrophana* spp. wird augenfällig, daß aufgrund der Aufsammlungsdaten lediglich bei drei Pilzarten eine eindeutig nähere Assoziation [++] zwischen den Käfern und der Pilzart klassifiziert wurde. Für *Lepista nebularis* und *Lepista nuda* wurde eine Assoziation schwacher Ausprägung notiert [+]. Bei 9 Pilzarten wurde keine Assoziation [O] erkennbar. In 15 Fällen [+(?)] konnte aufgrund zu geringer Pilzfunde oder aufgrund der geringen Besiedlungskonstanz keine genaue Einschätzung über die eigentliche Ausprägung der Assoziation vorgenommen werden. Das mit der letzten Spalte dokumentierte Vorkommen von *Gyrophana*-Larven an den Basidiomen der gesammelten Pilzarten belegt, daß die Basidiome von diesen Pilzarten, die wegen der vorgefundenen geringen Besiedlungskonstanz nicht in eine direkte Assoziation mit den *Gyrophanae* zu stellen waren, durchaus von den Käfern zur Aufzucht ihrer Nachkommenschaft herangezogen wurden. Die Basidiome der Pilzart *Clitocybe odora* waren zwar gleichfalls mit nur geringer Konstanz besiedelt, jedoch deuteten Funde im Untersuchungsgebiet Lahnberge auf die Möglichkeit einer ausgeprägteren Art-Art-Assoziation hin. So wurden im Waldgebiet Lahnberge an den Basidiomen von *Clitocybe odora*, sofern die Fruchtkörper besiedelt waren, fast ausschließlich Individuen von *G. affinis* vorgefunden.

Somit können folgende Aspekte aus diesen Untersuchungen gewonnen werden: Neben den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* besiedelnd die *Gyrophanae* auch die Fruchtkörper weiterer Pilzarten. Das Assoziationsniveau dieser Ansiedlungen ist jedoch sehr unterschiedlich zu bewerten, da in dieser Untersuchung von den 29 Pilzarten dem weitaus größten Teil aufgrund der Besiedlungsstrukturen der Basidiome mit Käfern der Gattung *Gyrophana* kein eindeutiges Assoziationsverhältnis mit den Staphyliniden zuzuschreiben war.

Neben Pilzfruchtkörpern wurde auch die Laubstreu durch Handauslese nach vorhandenen *Gyrophana* spp. abgesucht. Es zeigte sich, daß in vier von 31 durchgeführten Laubstreuprobe Individuen der Gattung *Gyrophana* vorhanden waren. Diese Funde sind in Tabelle 55 näher aufgeführt.

Tabelle 55: Positive Artenfunde der Gattung *Gyrophana* aus 31 untersuchten Laubstreuprobe. U.-Gebiet: Untersuchungsgebiet, L: Lahnberge, N: Niddahänge, S: Schönbusche (Nähere Erläuterungen im Text).

Nr.	U.-Gebiet	Datum	<i>G. joyioides</i> ♂♂	<i>G. joyioides</i> ♀♀	<i>G. gentilis</i> ♂♂	<i>G. gentilis</i> ♀♀
1	L	29.07.97				1
2	N	11.11.97			1	
3	S	14.07.98	1			
4	N	20.10.98	1	1		

Bei den positiven Funden der Laubstreuuntersuchung wurden die Arten *G. joyioides* und *G. gentilis* lediglich mit sehr geringer Individuenzahl nachgewiesen. Die Laubstreuprobe eins bis drei wurden innerhalb von Fruchtkörperclustern vorgenommen, in denen *Megacollybia platyphylla* stetig fruktifizierte. Die Laubstreuprobe vier wurde in der Nähe von aus einer gestürzten Rotbuche wachsenden Fruchtkörpern von *Pholiota aurivella* gesammelt. In keiner Untersuchung der Laubstreu wurden Larven- oder Puppenstadien der Käfer entdeckt.

In diesem Zusammenhang ist eine Beobachtung, die in den Niddahängen gemacht werden konnte, interessant. Aus einer gestürzten starken Rotbuche, die im Bereich ihres noch mit Borke versehenen Stammes etliche Bohrlöcher xylobionter Käfer aufwies, aus denen *Pholiota* sp. mit einzeln wachsenden Fruchtkörpern direkt herausfruktifizierte, konnten im Herbst durch Beklopfen des Stammes einige Käfer der Gattung *Gyrophæna* aus den offen liegenden Bohrlöchern ausgetrieben werden. Weitere Ausklopfversuche an mit Bohrlöchern versehenem Totholz blieben jedoch erfolglos.

3.5.6 Ergebnisse der Paarbildung (mating), der Eiablage und der Larvalentwicklung bei *G. joyioides* und *G. gentilis*

Unter den folgenden Punkten werden die Ergebnisse zur Untersuchung der Paarbildung, der Oviposition und der späten Embryogenese vergleichend für die Arten *G. joyioides* und *G. gentilis* dargelegt. Die Ergebnisse wurden anhand von Freiland- und Laborbeobachtungen sowie mit Hilfe von Aufzuchtversuchen und durch Untersuchungen der Muttertiere erzielt.

3.5.6.1 Paarbildung

An den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* wurden sowohl männlichen als auch weiblichen Staphyliniden der Arten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* angetroffen (siehe auch Punkte 3.2.1.4.3 und 3.3.3.2). Obwohl sich die paarenden Insekten bei Erschütterungen voneinander lösen, wurden Käfer der Arten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *O. alternans* und auch *Atheta* spp. in Paarungsstellungen an den Basidiomen vorgefunden. Dabei umklammert das männliche Tier mit seinen Parameren den Hinterleib des Weibchens bei dessen Geschlechtsöffnung. Die Käfer blicken in dieser Stellung in entgegengesetzte Richtungen. Sämtliche über einen Spiegel beobachteten Kopulationen erfolgten direkt zwischen den Pilzlamellen und dauerten einige Zeit (bis zu 18 Minuten) an.

3.5.6.2 Vergleich der Oviposition und späten Embryogenese bei *G. joyioides* und *G. gentilis*

Nachfolgend wird die Oviposition und die Embryogenese bei *G. joyioides* und *G. gentilis* vergleichend dargestellt. Zunächst wird in diesen Punkten *G. joyioides* analysiert, anschließend wird *G. gentilis* betrachtet.

3.5.6.2.1 Oviposition und späte Embryogenese bei *G. joyioides*

An den Fruchtkörpern konnten leider in keinem Fall weibliche Tiere direkt bei der Eiablage beobachtet werden, so daß die Artzugehörigkeit der Eier über Rückschlußverfahren gewonnen werden mußte. Bei genauer Untersuchung der Basidiome ließen sich zwischen den Pilzlamellen Eier finden, die aufgrund ihrer besonderen Gelegeart, mit Hilfe von Hälterungsversuchen und anhand der Dominanzstrukturen der adulten Käfer am Basidiom eindeutig der Art *G. joyioides* zugeordnet werden konnten. Die Eier sind 450-500µm groß und hyalin. Sie besitzen keine auffälligen Oberflächenstrukturen, sondern weisen eine makroskopisch glatt erscheinende Eihülle auf, die sich auch im Rasterelektronenmikroskopischen Bild lediglich durch schwache Unebenheiten kennzeichnet (siehe Abbildungen 49 und 50). Zum Zeitpunkt der Eiablage enthalten die Eier von *G. joyioides*, wie anhand der Abbildung 49 deutlich wird, noch keinen sichtbar näher differenzierten Keim. In Hälterungsversuchen zeigte sich, daß die Eier extrem austrocknungsempfindlich sind: An der Raumluft trockneten sie bei 22°C innerhalb der kurzen Zeit von nur zwei bis drei Minuten vollständig ein. In den Aufzuchtversuchen wurde die Austrocknung in den Glaspetrischalen durch die Verwendung eines mit steriler Ringerlösung feucht gehaltenen Gipsbettes verhindert.

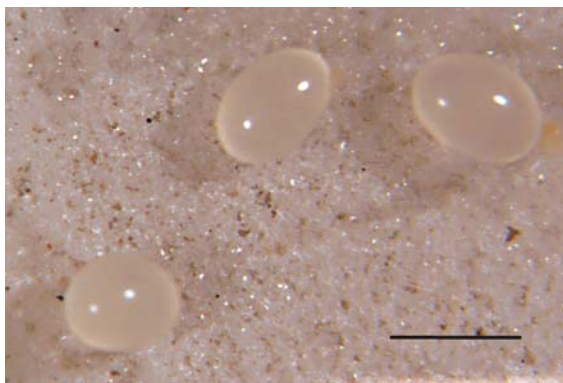


Abbildung 49: Eier von *G. joyioides* zum Zeitpunkt der Oviposition. Die schwach gelblich, hyalin durchscheinenden Eier sind ovoid und zwischen 400 und 450µm lang. Zum Zeitpunkt der Eiablage ist in den Eiern noch keine Differenzierung eines Keims zu erkennen. Teilstrich 400µm.

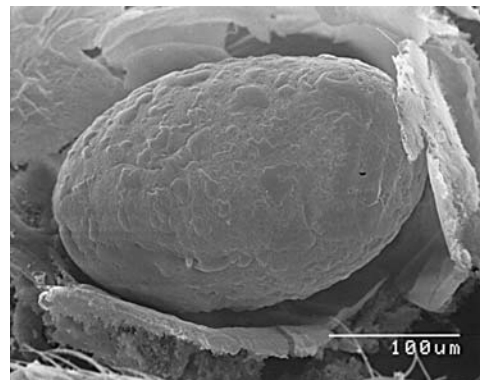


Abbildung 50: Im Gonodukt unmittelbar vor der Geschlechtsöffnung liegendes, freipräpariertes Ei von *G. joyioides* kurz vor der Oviposition.

Die Eier werden bei *G. joyioides* nicht frei auf der Lamellenoberfläche abgelegt. Vielmehr erfolgt die Eiablage in der Tiefe, am Boden der Lamellenfächer des Pilzfruchtkörpers. In einem Gelege befanden sich zwischen zwei bis sechs Käfereier. Im überwiegenden Teil umfaßte ein Gelege vier bis sechs Eier. In einem Fall wurde auch ein Gelege mit 13 Eiern und somit einer deutlich höheren Eianzahl festgestellt. Vermutlich handelte es sich hierbei um Eigelege von verschiedenen Weibchen, die aufeinanderstießen. Eine Aufsicht auf dieses besondere Gelege ist in Abbildung 51 dargestellt. Zur besseren Übersicht wurde der obere Teil der Lamellen des *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpers entfernt. Das links beigefügte Schema bietet eine Orientierungshilfe bei der Darstellung des Geleges zwischen den Lamellen. Die Käfereier sind am Boden eines Lamellenfaches in dem hier zumeist leicht

rippenartig aufgefalteten Hymenialbereich eingebettet. Die Eier liegen zumeist in einer Reihe hintereinander, wobei sie der Längsachse nach ausgerichtet sind. Die Gelege sind mit einer

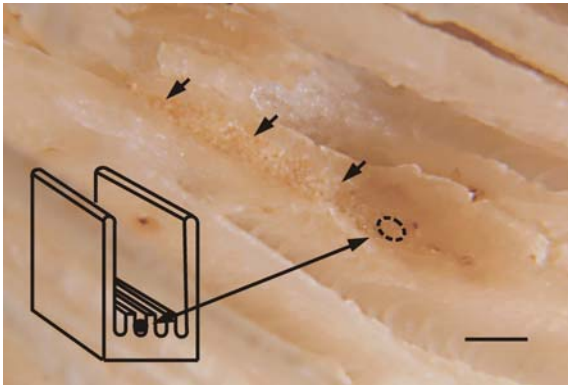


Abbildung 51: Mit Strukturelementen des Hymeniums abgedecktes Gelege von *G. joyioides* im Lamellenbereich eines Basidioms von *Megacollybia platyphylla*. Der gestrichelte Kreis zeigt die Lage eines Eies unter der Abdeckungsschicht an. Die Pfeile weisen auf die Abdeckungsschicht. Das Schema eines Lamellenteilstücks gibt eine genauere Übersicht über den Ablageort des Geleges zwischen den Lamellen. Teilstrich 1000µm.

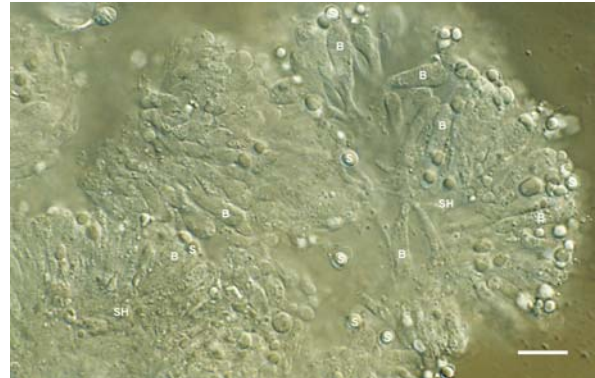


Abbildung 52: Strukturelemente des Hymeniums von *Megacollybia platyphylla* mit denen *G. joyioides* ihre Gelege abdeckt. B: Basidie, S: Spore, SH: Subhymenium, Teilstrich 20µm.

den Eiern aufliegenden Schicht abgedeckt. In Abbildung 52 sind im lichtmikroskopischen Bild die Bestandteile dieser, die Eier bedeckende und umhüllende Schicht dargestellt. Die Schicht besteht vorwiegend aus Strukturelementen des Hymeniums. Neben generativen Hyphen setzt sich die Schicht im Hauptbestandteil aus Basidien und Basidiosporen zusammen. Die Eigelege sind auch bei hoher Käferbesiedlung am gesamten Fruchtkörperhut zwischen den Lamellen verteilt, so daß eine lokale Anhäufung von Gelegen innerhalb eines einzelnen Lamellenfaches weitgehend unterbleibt.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß wiederholt auch Eigelege (zwei bis vier Eier) mit nicht näher differenzierter Keimentwicklung direkt offen auf der Lamellenoberfläche liegend gefunden wurden. Aufgrund ihrer Größe, Struktur und der adulten Käferbesiedlung sind diese Gelege wohl gleichfalls Käfern der Gattung *Gyrophæna* zuzuordnen. Diese Eigelege wurden in dieser Studie durch Hälterungsversuche jedoch nicht weiter betrachtet, so daß eine Artzuordnung dieser Gelege nicht erfolgen kann. Aufgrund der Dominanzverhältnisse der Käfer an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen, der durch die freie Lage auf der Lamellenoberfläche gesonderten Gelegart und aufgrund der noch keimlosen Eier könnten diese Eigelege *G. affinis* zugeordnet sein.

Die Beobachtungen verdeutlichen, daß *G. joyioides* hyaline noch nicht näher differenzierte Eier in Gelegegrößen von zumeist vier bis sechs Eiern in einer wohl von dem Muttertier geschaffenen „Bruthöhle“ ablegt. Hier erfolgt das Heranreifen der Eilarven. Eine solche schlupfbereite Eilarve, die noch von der kaum mehr zu erkennenen Eihülle umgeben ist, wird in Abbildung 53 gezeigt. Die Eilarve füllt das gesamte Ei aus, wobei das Abdomen unter den Thorax gebogen ist und somit unterhalb des Kopfes vor den Mundwerkzeugen zu liegen kommt.

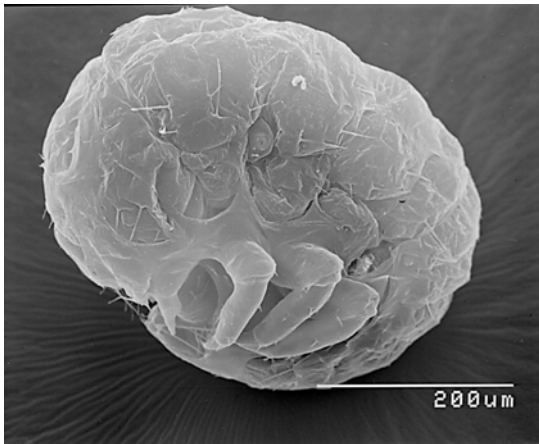


Abbildung 53: Vollständig entwickelte Eilarve kurz vor dem Schlüpfen. Durch die Präparation ist die dünne Eihülle größtenteils nicht mehr sichtbar.

Im Zusammenhang mit der in einem Gelege befindlichen Eieranzahl muß erwähnt werden, daß bei Untersuchung der Ovarien und Gonodukte von *G. joyioides*, wie in Abbildung 50 dargestellt, nur jeweils ein Ei im Bereich vor der Geschlechtsöffnung festgestellt wurde. Zu diesem Zeitpunkt fanden sich jedoch durchaus noch weitere heranreifende Eier in den Ovariolenstielen und waren zur nachfolgenden Ausleitung bereitgestellt.

Die Ei- und auch die später behandelten Larvenfunde (siehe Punkt 3.5.6.3) an den Basidiomen erstreckten sich über den gesamten potentiellen Fruktifikationszeitraum

von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* (siehe Tabelle 8 und 53) und belegen so, daß die Fortpflanzung der Käfer während dieser gesamten Zeitspanne möglich ist. Es gilt zu bedenken, daß sich innerhalb dieses Zeitraums, der vom Frühjahr über den Sommer bis in den Herbst hineinreicht, die mittleren Monatstemperaturen in nicht unerheblichen Maß ändern. Um eine Einschätzung des Einflusses der Temperaturgegebenheiten auf die Entwicklung der abgelegten Eier zu erlangen, wurde die Keimentwicklung unter experimentellen Bedingungen bei unterschiedlichen, konstanten Umgebungstemperaturen (6°C, 16°C und 22°C) untersucht. Das Ergebnis dieser Untersuchung wird in Abbildung 54 aufgezeigt.

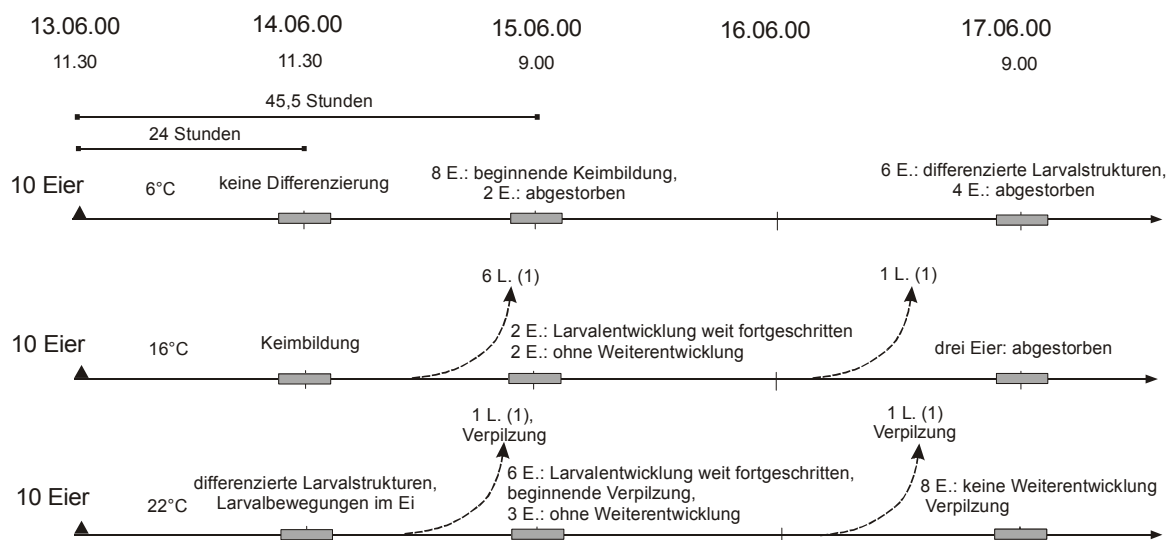


Abbildung 54: Keimentwicklung in Eiern von *G. joyioides* bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen (6°C, 16°C, 22°C). Zu Beginn des Versuches wiesen alle 30 im Versuch eingesetzten Eier keine erkennbaren Differenzierungsmuster im Hinblick auf eine beginnende Keimentwicklung auf. E.: Ei(er), L.: Larve(n).

Hier wird ersichtlich, daß die Entwicklung eines Keims bei einer Temperatur von 6°C erst nach 45,5 Stunden zu verzeichnen war. Bei einer Temperatur von 16°C war aufgrund deutlicher Differenzierungsprozesse im Ei bereits nach 24 Stunden eine Keimbildung erkennbar. Bei einer Versuchstemperatur von 22°C zeigten sich nach 24 Stunden überdies merklich differenzierte Strukturen wie beispielsweise das Nervensystem, das die einzelnen Larvalsegmente der sich entwickelnden Eilarve durchzog. Hinsichtlich der weiteren Entwicklung der Eilarven ergab sich folgendes Bild: Bei einer Temperatur von 6°C waren selbst am Versuchsende nach 93,5 Stunden keine Larven aus den Eiern geschlüpft. Hingegen waren sowohl bei der Versuchstemperatur von 16°C als auch von 22°C bereits nach 45,5 Stunden die ersten Larven entwickelt. Im Versuch bei einer Temperatur von 16°C schlüpfen sechs Larven, während im 22°C-Versuch in dieser Zeitspanne lediglich eine Larve schlüpfte. In den nachfolgenden weiteren 48 Stunden schlüpfte in den beiden letztgenannten Versuchen jeweils eine weitere Larve. Die Eier entwickelten sich bei einer Temperatur von 22°C anfangs zunächst rascher. Nach einer Versuchszeit von 45,5 Stunden war jedoch in den Aufzuchtsschalen zunehmender Pilzbefall der Eier durch *Verticillium* spp. festzustellen. In den darauffolgenden 48 Stunden verstärkte sich der Pilzbefall und griff auch auf die aus den Eiern geschlüpften Larven über. Bei den zum Teil im Ei bereits weit herangereiften Eilarven war ab diesem Zeitpunkt keine Weiterentwicklung mehr zu beobachten. Am Ende des Versuchs nach 93,5 Stunden waren die pilzbefallenen Larven und auch die pilzbefallenen Eier abgestorben.

Die Ergebnisse der Aufzuchtstudien von *G. joyioides* zusammenfassend läßt sich ein Einfluß der Außentemperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der sich in den Eiern bildenden Eilarven festhalten. So verlief die Entwicklung der Eilarven bei 22°C gegenüber geringeren Temperaturen von 6°C beziehungsweise 16°C zunächst (innerhalb der ersten 45,5 Stunden) rascher. Bei zunehmender Versuchsdauer waren die Eier bei 22°C gegenüber den tieferen Temperaturen jedoch einem deutlich höherem negativen Druck durch den Pilzbefall von *Verticillium* spp. ausgesetzt, so daß die heranreifenden Eilarven ihren Entwicklungsvorsprung einbüßten und letztlich deutlich hinter den Entwicklungsprozessen bei 16°C zurückstanden. Eine stark verlangsamte Keim- und Eilarvenentwicklung wurde bei einer Temperatur von 6°C festgestellt.

3.5.6.2.2 Oviposition und späte Embryogenese bei *G. gentilis*

Eine vollständig andere Strategie der Eiablage und späten Embryogenese wurde bei der Untersuchung der Ovarien und Gonodukte der Art *G. gentilis* aufgedeckt. Bei der Untersuchungen von weiblichen Käfern dieser Art wurde immer wieder der in der Abbildung 55 und in der Abbildung 56 nochmals vergrößert herausgehobene Befund festgestellt. Das Abdomen weiblicher Käfer war vollständig mit vier bis sechs Eiern ausgefüllt. Einzelne Strukturen wie das Ovar, waren im Abdomen nicht mehr zu differenzieren. Die Eier lagen in dem ausleitenden Gonodukt im Bereich des Uterus vor der Geschlechtsöffnung. Das hier extrem geweitete Gonodukt umhüllte die Eier vollständig.

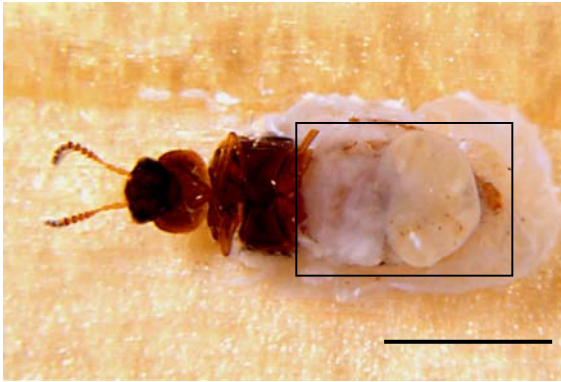


Abbildung 55: Ventralansicht auf einen weiblichen Käfer von *G. gentilis*. Die Sternite wurden abpräpariert, so daß das Abdomen freiliegt. Im hinteren Teil des Abdomens sind die noch vom Gonodukt und den Eihüllen umgebenen vollständig entwickelten Eilarven zu erkennen. Teilstrich 1000µm.

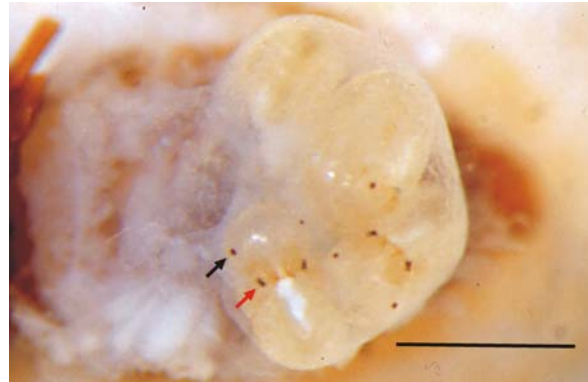


Abbildung 56: Ausschnittsvergrößerung von Abbildung 55. Vier vollständig entwickelte Eilarven umgeben von Eihüllen und Gonodukt sind im Abdomen des Muttertiers deutlich zu erkennen. Zur besseren Übersicht über die Lage und Anordnung der Eilarven sind mit einem schwarzen Pfeil der Augenbereich und mit einem roten Pfeil ein Maxillartaster einer Eilarve näher gekennzeichnet. Teilstrich 500µm.

Die genaue Untersuchung der Eier zeigte, daß die Eier, gleichwohl sie noch im Muttertier getragen wurden, bereits vollentwickelte Eilarven beinhalteten. Bei *G. gentilis* erfolgt somit die gesamte Phase der späten Embryogenese geschützt direkt in dem noch weiterhin voll bewegungsfähigen und uneingeschränkt flugfähigen Muttertier. In Abbildung 57 wird eine synchrone Reifung der Eier im Ovar verdeutlicht. Gut erkennbar befinden sich hier im Bereich der Ovariolen drei Eier in einem weit entwickelten Zustand (rote Pfeile), während ein viertes Ei bereits in das Ovidukt abgeleitet wurde (weißer Pfeil). Weiterhin sind vier Ovariolen in einem fortgeschrittenen Zustand der Oogenese erkennbar (grüne Pfeile). Aus diesen synchronen Reifungsprozessen in den einzelnen Ovariolen von *G. gentilis* läßt sich somit letztlich auch die simultan erfolgende Eilarvenentwicklung der späten Embryogenese im Muttertier ableiten. Da in den vorgenommenen Untersuchungen ein direktes Schlüpfen der Larven oder aber eine Eiablage nicht beobachtet werden konnte, kann nicht geklärt werden, ob es sich bei *G. gentilis* um eine Staphylinidenart mit der Fortpflanzungsstrategie einer Ovoviviparie handelt oder aber ob eine Larviparie als eine Form der Viviparie vorliegt.

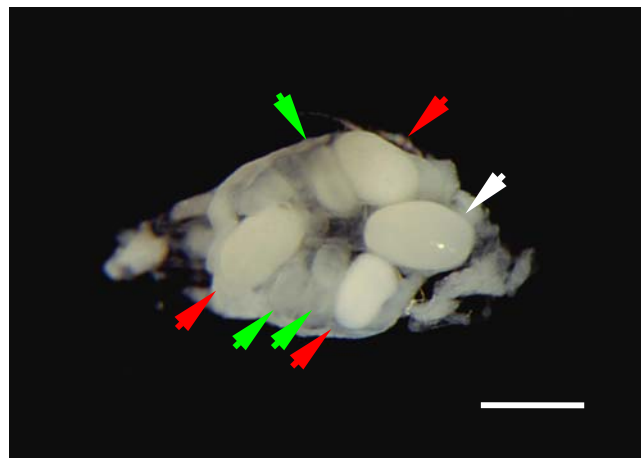


Abbildung 57: Dorsalansicht auf das Ovar von *G. gentilis*. Die synchrone Eireifung in den einzelnen Ovariolen wird ersichtlich. Während ein reifes Ei (weißer Pfeil) bereits im Ovidukt ausgeleitet wird befinden sich drei weitere Eier in einem Zustand fortgeschrittener Reifung (rote Pfeile). Ferner sind drei weitere Eier in den Ovariolen im Differenzierungsprozeß der Oogenese (grüne Pfeile). Teilstrich 400µm.

Zusammengefaßt werden im Hinblick auf die Eiablage und späte Embryonalentwicklung bei *G. joyioides* und *G. gentilis* zwei unterschiedliche Strategien der Brutfürsorge zum Schutz

der empfindlichen Eistadien deutlich: *G. joyioides* legt ihre Nachkommenschaft in Form von noch keimlosen Eiern in einer wohl vom Muttertier geschaffenen, verdeckten Bruthöhle in der Tiefe zwischen den Lamellen eines geeigneten Fruchtkörpers ab. Die späte Embryogenese von der Eiablage bis zum Schlüpfen der Larven kann temperaturabhängig innerhalb eines Zeitraumes von 24 bis 45,5 Stunden erfolgen. In Aufzuchtversuchen erwies sich eine Temperatur von 16°C gegenüber Temperaturen von 6°C und 22°C als günstig, um die späte Embryonalentwicklung rasch und erfolgreich abzuwickeln. Eine vollständig andere Strategie der Eiablage und späten Embryogenese wurde bei *G. gentilis* festgestellt. Die Embryonalentwicklung erfolgt hier direkt im weiterhin flugfähigen Muttertier, so daß es sich bei *G. gentilis* um einen Käfer mit ovoviviparer oder viviparer (Larviparie) Fortpflanzungsstrategie handelt.

3.5.6.3 Postembryonale Entwicklung bei *Gyrophæna* spp.

Als postembryonale Entwicklung wird die Entwicklung von der geschlüpften Eilarve bis hin zur Imago bezeichnet. In diesem Punkt werden die Ergebnisse der Aufzuchtversuche dargelegt, die sich mit den verschiedenen postembryonalen Entwicklungsphasen von *Gyrophæna* spp. auseinandersetzen. Da eine direkte Artbestimmung anhand der Larven sehr problematisch ist und nicht alle Larven das Imagostadium, das eine sichere Bestimmung zuläßt, erreichten, unterblieb hier weitestgehend eine Artzuordnung. Aufgrund von Besiedlungsdominanzen, von morphologischen Vergleichen und anhand der sich in einigen Fällen entwickelnden Imagines ist jedoch davon auszugehen, daß es sich bei den in den Versuchen eingesetzten *Gyrophæna*-Larven vorwiegend um Individuen der Art *G. joyioides* handelte.

3.5.6.3.1 Das erste Larvenstadium

Zunächst wurde die Entwicklungsdauer des ersten Larvenstadiums in einem weiteren Aufzuchtversuch direkt studiert. Die Ergebnisse dieses Entwicklungsversuches sind in Abbildung 58 dargestellt. Es zeigte sich, daß hier aus den zu Beginn des Versuches eingesetzten, nicht erkennbar differenzierten *Gyrophæna*-Eiern innerhalb von 24 Stunden erste Larven und in den darauffolgenden 24 Stunden noch weitere Larven des ersten Larvalstadiums schlüpften. Es zeigte sich weiterhin anhand merklicher morphologischer Veränderungen und der erhalten gebliebenen Exuvien des ersten Larvalstadiums, daß im Versuchsansatz (1) alle bereits geschlüpften Larven innerhalb der folgenden 24 Stunden das zweite Larvenstadium erreichten. Im Versuchsansatz (2) entwickelten sich in dem Zeitraum von 48 Stunden nur zwei Larven, die in der darauffolgenden Zeitspanne zwischen 48 und 62 Stunden im ersten Larvalstadium abstarben. Bei den verbleibenden vier Eiern dieses Versuches konnten zum Versuchsende nach 96 Stunden keine Weiterentwicklung beobachtet werden.

Die Untersuchung verdeutlicht mehrere Sachverhalte. Aus unter der Stereolupe nicht erkennbar differenzierten Eiern, abgelegt zu einem unbestimmbaren Zeitpunkt, entwickelten sich unter den in diesem Versuchsansatz gewählten Laborbedingungen innerhalb von 24

Stunden die schließlich schlüpfenden Larven des ersten Larvalstadiums. Diese Stadien entwickelten sich innerhalb der nächsten 24 Stunden zu Larven des zweiten Stadiums. Die Untersuchung führt aufgrund der hohen und ohne näher erkennbaren Grund auftretenden Absterberate im Versuchsansatz (2) die hohe Anfälligkeit der Eier und der sich entwickelnden Larven deutlich vor Augen. An dieser Stelle ist anzumerken, daß gerade das erste Larvalstadium äußerst anfällig ist. Larven in diesem Stadium trockneten ebenso wie die Eier bei mangelnder Umgebungsfeuchte der Raumluft innerhalb von nur drei Minuten vollständig ein und starben. Auch zeigte sich, daß das erste Larvenstadium äußerst empfindlich auf Nahrungsmangel reagiert. Frisch aus den Eiern schlüpfende Larven, denen nicht unmittelbar geeignete Nahrung zur Verfügung stand, starben gleichfalls in kurzer Zeit ab. Die Zugabe von Lamellenstücken von *Megacollybia platyphylla* oder von kleinen Brocken handelsüblicher Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) in die Aufzuchtsschälchen verhinderte dieses Absterben. In den Laborexperimenten und auch bestätigend in den Freilandbeobachtungen zeigten sich die ersten und auch die beiden folgenden Larvenstadien ausgeprägt ortstreu. Die Käferlarven halten sich ortsgebunden in ihren angestammten Lamellenfächern auf, fressen hier am Hymenium und vermeiden außer bei Störungen größere Ortsbewegungen.

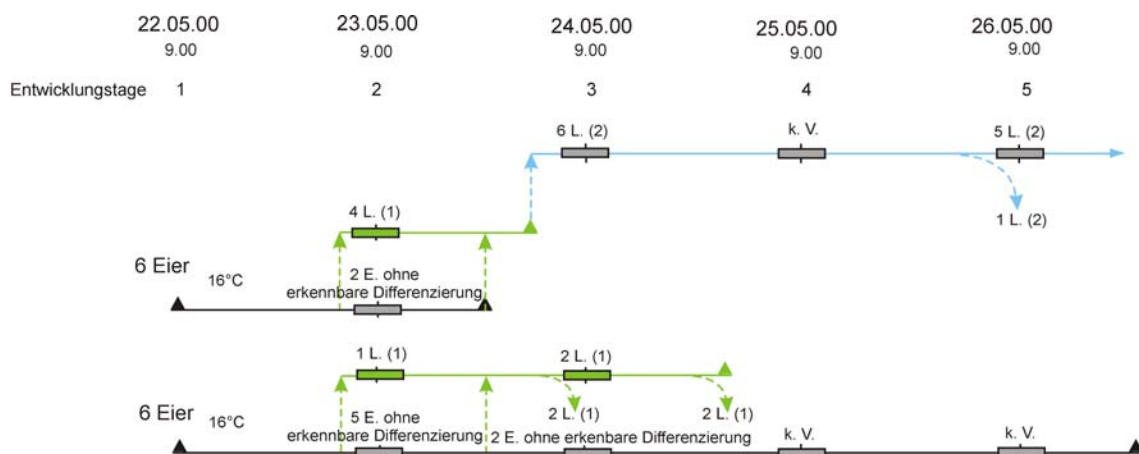


Abbildung 58: Untersuchung der Entwicklungsdauer des ersten Larvenstadiums von *Gyrophaena* in Aufzuchtsschalen. Entwicklungsverlauf vom Ei bis zum zweiten Larvenstadium bei zwei Versuchsansätze mit jeweils 6 Eiern von *G. joyoides* bei einer Hälterungstemperatur von 16°C. Nach unten zeigende gebogene Pfeile kennzeichnen das Absterben entsprechender Organismen. Gestrichelte Linien geben im entsprechenden Zeitraum zwischen zwei Beobachtungen liegenden Veränderungen wider. Datum der Beobachtung und Uhrzeit sind in den beiden oberen Zeilen angegeben. E.: Ei(er), L.: Larve(n), (1): erstes Stadium, (2): zweites Stadium, k. V.: keine Veränderung.

3.5.6.3.2 Das zweite und dritte Larvenstadium, das Puppenstadium und das Imagonalstadium

Das Ausgangsstadium weiterer Aufzuchtversuchen war das zweite Larvenstadium. Es wurde nun die Ausbildung des zweiten und dritten Larvenstadiums, des Vorpuppenstadiums, des Puppenstadiums und schließlich das Schlüpfen der Imagines studiert. Die Larven des zweiten Stadiums wurden direkt von den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen abgesammelt. Zur Fütterung der Larven wurden frische Lamellenstücke der zu diesem Zeitpunkt auffindbaren Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Russula cyanoxantha* sowie kleine

Stücke von frischer Bäckerhefe verwendet. Auch bei diesen Versuchen war eine hohe Mortalitätsrate der sich in den Aufzuchtsschalen entwickelnden *Gyrophæna*-Larven zu verzeichnen. In Tabelle 56 wird veranschaulicht, daß von den 20 durchgeführten Aufzuchtansätzen in 14 Ansätzen das Vorpuppenstadium und in sieben Ansätzen das Puppenstadium erreicht wurde. Von diesen sieben Ansätzen waren in zwei Proben schlüpfende Imagines zu verzeichnen.

Tabelle 56: Mortalitätsauswertung der 20 Aufzuchtversuche von *Gyrophæna*-Larven des zweiten Larvenstadiums. Mit dem Hälterungsbeginn ist der Beginn des Versuches angegeben. Das Hälterungsende und der Befund geben Aufschluß darüber, wann die letzten Individuen und in welchem Zustand abgestorben waren. Bei den Imagines wird der Zeitpunkt der ersten Beobachtung angegeben. In den Versuchen wurden die Larven mit verschiedenen Futtermitteln gefüttert. Es wurde *Megacollybia platyphylla*, *Saccharomyces cerevisiae* und *Russula cyanoxantha* eingesetzt. AZS_Nr.: Aufzuchtsschalenummer, I.: Imago, Imagines, L.: Larve(n), VP: Vorpuppe(n), P.: Puppe(n), N L (2): Anzahl der Larven im zweiten Stadium, (3): drittes Larvalstadium, (*): lebend, (†): abgestorben, hellgrau unterlegt: Aufzuchtsschalen mit Puppenstadium, dunkelgrau unterlegt: Aufzuchtsschalen mit Imaginalstadien.

AZS_Nr.	Hälterungsbeginn	N L (2)	Fütterungsmittel	Hälterungsende	Befund
00.01	25.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	17.06.00	2 I. (*), 2 P. (†)
00.02	25.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	08.06.00	1 VP (†), 2 P. (†)
00.03	25.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	29.05.00	8 L(3) (†)
00.04	25.05.00	8	<i>M. platyphylla</i>	29.05.00	8 L(3) (†)
00.05	25.05.00	8	<i>M. platyphylla</i>	30.05.00	3 L(3) (†)
00.06	25.05.00	8	<i>M. platyphylla</i>	15.06.00	1 VP (†), 1 P. (†)
00.07	26.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	29.05.00	8 L(3) (†)
00.08	26.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	30.05.00	3 L.(3) (†)
00.09	26.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	15.06.00	1 VP (†)
00.10	26.05.00	8	<i>S. cerevisiae</i>	17.06.00	1 I. (*), 2 P.
00.11	26.05.00	8	<i>M. platyphylla</i>	30.05.00	7 L.(3) (†)
00.12	26.05.00	8	<i>M. platyphylla</i>	08.06.00	1 VP (†)
00.20	09.06.00	10	<i>M. platyphylla</i>	19.06.00	4 VP (†)
00.21	09.06.00	10	<i>M. platyphylla</i>	19.06.00	4 VP (†)
00.22	09.06.00	10	<i>M. platyphylla</i>	23.06.00	2 VP (†), 2 P. (†)
00.23	09.06.00	10	<i>M. platyphylla</i>	19.06.00	1 VP (†)
00.24	09.06.00	10	<i>R. cyanoxantha</i>	23.06.00	3 VP (†), 4 P. (†)
00.25	09.06.00	10	<i>R. cyanoxantha</i>	23.06.00	5 P. (†)
00.26	09.06.00	10	<i>R. cyanoxantha</i>	21.06.00	1 VP (†)
00.27	09.06.00	10	<i>R. cyanoxantha</i>	23.06.00	1 VP (†)

Werden die Aufzuchtergebnisse zunächst bezüglich der eingesetzten Fütterungsmittel betrachtet, so zeigt sich, daß die Fütterung von *Saccharomyces cerevisiae* mit der Entwicklung von drei Imagines und sechs Puppenstadien verteilt auf drei Versuchsansätze die höchste Erfolgsquote zeigte. Fünf Puppenstadien in zwei Versuchsansätzen waren bei der Fütterung mit *Russula cyanoxantha* zu beobachten. Lediglich drei Puppenstadien konnten bei der Fütterung mit *Megacollybia platyphylla* verteilt auf zwei Ansätze festgestellt werden, so daß hier die Quote sich entwickelnder Puppen- und Imaginalstadien am schwächsten ausgeprägt war. Bei diesem Fütterungsvergleich war gleichfalls die

Beobachtung bemerkenswert, daß die mit *Saccharomyces cerevisiae* gefütterten Larven die besten Wachstumsleistungen zeigten. In Abbildung 59 ist aus Zuchtversuchen zum ersten Larvenstadium ein Entwicklungsunterschied zweier Larven, deren Eier ursprünglich aus dem gleichen Gelege stammten, dargestellt. Bei einer Fütterung mit *Saccharomyces cerevisiae* war ein rascherer Entwicklungsfortschritt (untere Larve) beobachtbar als bei den mit Lamellenstücken von *Megacollybia platyphylla* versorgten Larven (obere Larve).

Trotz allgemein hohen Mortalitätsraten der eingesetzten Organismen lassen sich dennoch anhand der erfolgreichen Aufzuchten von Puppen- und Imaginalstadien Aussagen über die Entwicklungsprozesse und die Entwicklungsdauer dieser Käferstadien tätigen. In den beiden Abbildungen 60 und 61 werden diejenigen Versuchsansätze aus den Aufzuchtversuchen 00.01 bis 00.12 und 00.20 bis 00.27 in ihrem zeitlichen Verlauf wiedergegeben, in denen sich Larven bis mindestens zum Puppenstadium entwickelt hatten. Hierbei handelte es sich um sieben Versuche aus zwei Serien mit den Kennnummern 00.01, 00.02, 00.06, 00.10 und 00.22, 00.24 und 00.25. Da in diesen Versuchen durchweg Larven im zweiten Entwicklungsstadium eingesetzt wurden, müssen zur Betrachtung der Gesamtentwicklungsdauer von der Bildung des Keims bis hin zum Schlupf der Imagines weitere Entwicklungstage (x), in der Abbildung als Entwicklungstage [x+i] gekennzeichnet (i: beobachteten Entwicklungstage), hinzugerechnet werden.



Abbildung 59: Unterschiedlich weit entwickelte Larvenstadien von *G. joyoides*. Die obere Larve befindet sich im ersten Larvalstadium und wurde mit Lamellenstücken von *Megacollybia platyphylla* gefüttert, die untere Larve befindet sich bereits in einem fortentwickelten Larvenstadium und erhielt als Nahrung *Saccharomyces cerevisiae*. Beide Käferlarven stammten zu Beginn des Fütterungsversuches aus dem gleichen Gelege. Teilstrich 1000µm.

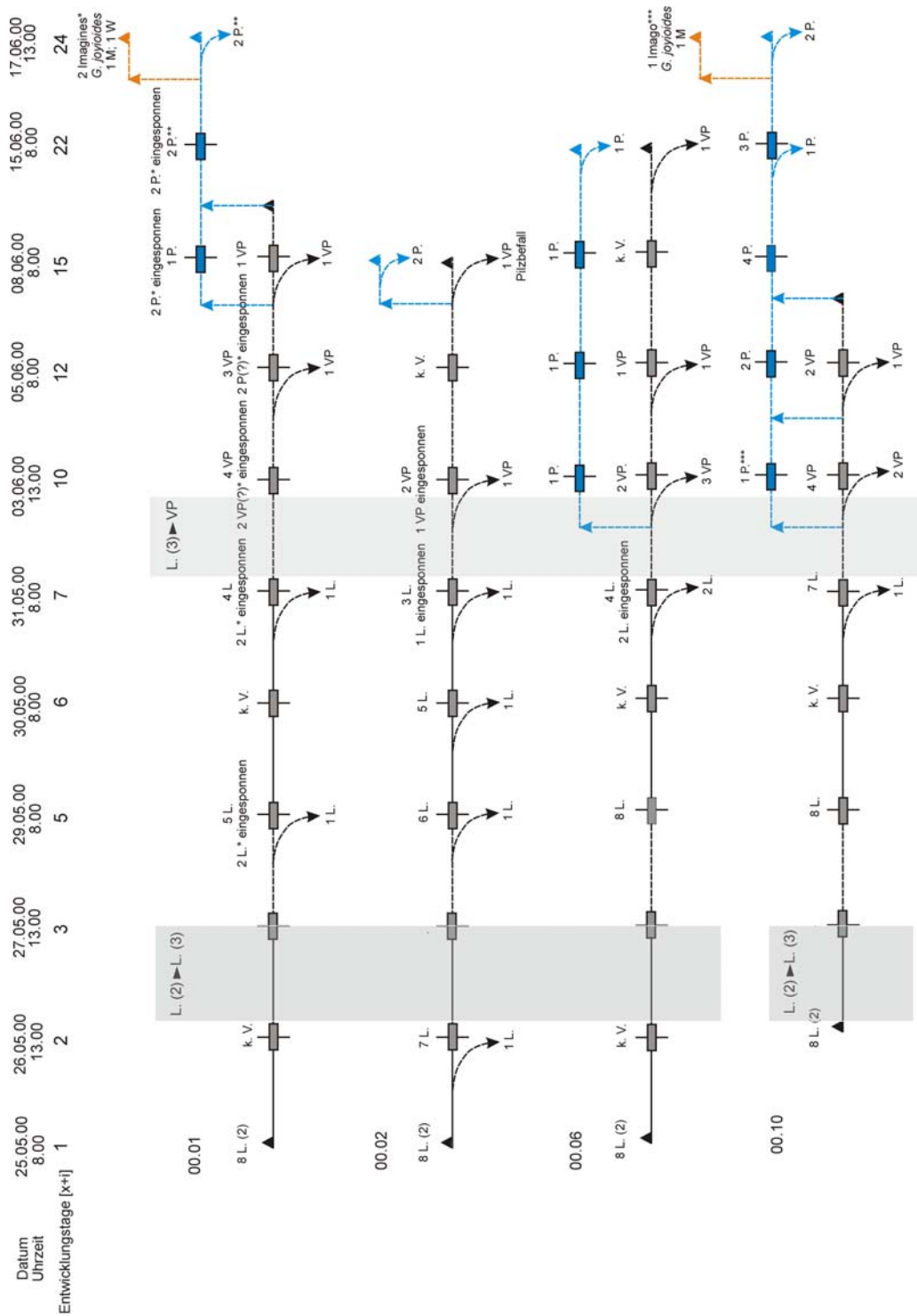


Abbildung 60: Entwicklungsprozesse und Entwicklungsdauer von *G. joyoides*-Larven des zweiten Larvalstadiums bis zum Imaginalstadium. Graue Kästchen kennzeichnen die Übergangsphasen vom zweiten Larvenstadium in das dritte Larvenstadium und den Übergang von dem dritten Larvenstadium in das Puppenstadium. (L.: Larve; L.(2) und L.(3): Larve im zweiten bzw. dritten Larvenstadium; VP: Vorpuppe; P.: Puppenstadium; gekrümmter Pfeile nach unten symbolisieren abgestorbene Entwicklungsstadien; Pfeile nach oben symbolisieren Entwicklungsübergänge; weitere Erläuterungen im Text.

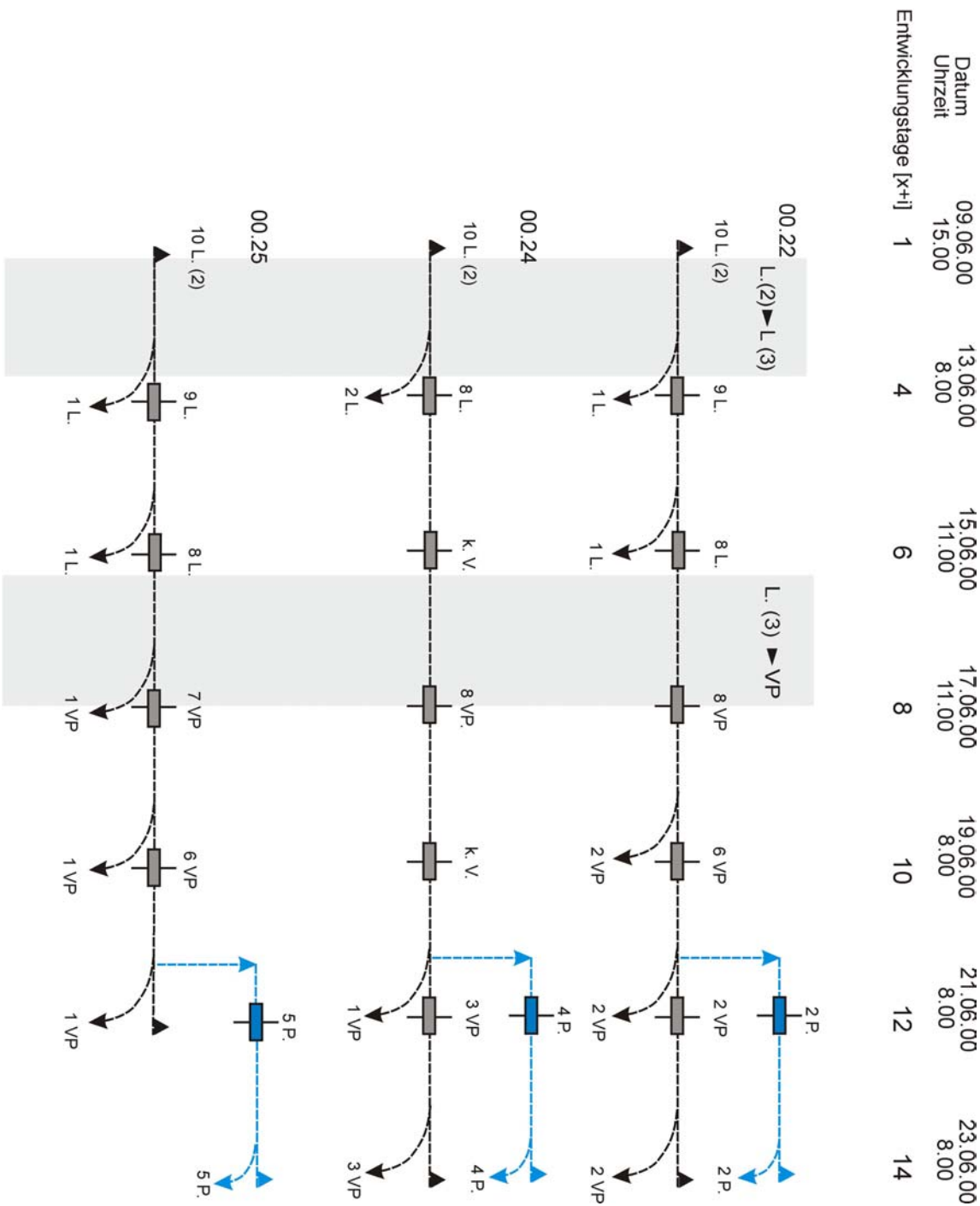


Abbildung 61: Entwicklungsprozesse und Entwicklungsgeschwindigkeit von *G. joyoides*. (Für weitere Erläuterungen siehe Abbildung 61.)

Aus den in Abbildung 58 dargelegten Verhältnissen geht hervor, daß für diese Betrachtung der Gesamtentwicklung annähernd ein oder zwei weitere Tage hinzuzurechnen sind.

Verschiedene Sachverhalte sind aus den in den Abbildungen 60 und 61 dargestellten Diagrammen zu entnehmen. Die in jeder Versuchsreihe auftretenden, nach unten weisenden Pfeile, die auf im Versuchsverlauf abgestorbene Organismen hinweisen, dokumentieren, daß die Organismen in den Versuchen häufig und in unterschiedlichen Entwicklungsstadien abstarben. Die grau unterlegte Phase in dem Diagramm in Abbildung 60 zeigt den Übergang des zweiten Larvenstadiums zum dritten Larvenstadium im Zeitabschnitt zwischen dem zweiten und dritten Tag nach Versuchsbeginn. Auch in Abbildung 61 belegt das erste graue Band den Übertritt sämtlicher Larven in das dritte Larvalstadium im Zeitabschnitt zwischen erstem und viertem Tag. In allen sieben Versuchsansätzen kündigte die zunehmende Bewegungsminderung der Larven den allmählichen Übergang des dritten Larvenstadiums in die Phase der Vorpuppe in der Zeitspanne zwischen dem sechsten und zehnten Tag an. Bereits am zehnten Tag wurden im Ansatz 00.06 und 00.10 die ersten eindeutigen Käferpuppen beobachtet. An den nicht sklerotisierten Mandibeln und der frei anliegenden Extremitätenanlage wird erkenntlich, daß es sich hier um eine *Pupa libra* handelt. In den Abbildungen 62 und 63 sind die Stadien der fortentwickelten Vorpuppe und der Puppe bei *G. joyioides* dargelegt. Ab dem zwölften Tag entwickelten sich die noch lebenden Vorpuppen in

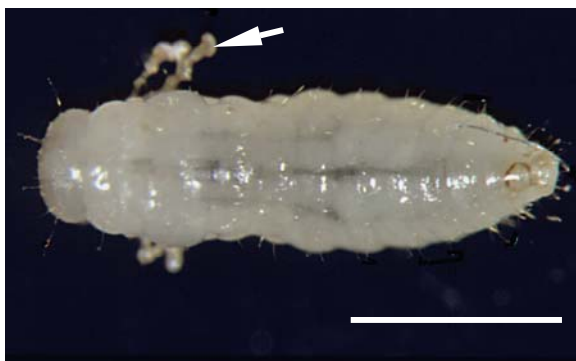


Abbildung 62: Vorpuppenstadium: Beginnendes Stadium der Puppenruhe von *G. joyioides*. Die Larve des dritten Stadium hat sich zusammengezogen und bereits ihre Extremitäten zurückgezogen und am Körper angelegt. In diesem Bereich bleibt die Außenhaut als leer Hülle (Pfeil) zurück. Teilstrich: 1000µm.



Abbildung 63: Puppenstadium von *G. joyioides*. Die Reste der Hülle des dritten Larvenstadiums hängen noch am Ende des Abdomens der Puppe fest. Aufgrund der nicht sklerotisierten Mandibeln und der freien Extremitätenanlagen handelt es sich hier um eine *Pupa libra*. Teilstrich: 1000µm.

allen Versuchsansätzen in das Puppenstadium. Imagines schlüpften in den Versuchsansätzen 00.01 und 00.10 zwischen dem 22. und 24. Tag nach Versuchsbeginn. Ausgehend vom zweiten Larvenstadium wurde mit rund 22 Tagen unter den gegebenen Experimentalbedingungen somit in zwei Versuchen (00.01, 00.10) eine übereinstimmende Gesamtentwicklungsdauer von annähernd dreieinhalb Wochen aufgezeigt.

Neben der Einschätzung der Dauer der Larvalentwicklung konnten in den Aufzuchtversuchen zwei weitere Beobachtungen getätigt werden: Es wurde beobachtet, daß sich die Larven im Gipssubstrat oder - wenn Löcher im Gipsboden fehlten - auch direkt zwischen den dargebotenen Pilzlamellenstücken einspinnen. Beim Einspinnen in den

Gipsboden nutzten die Larven die beim Aushärten des Gipses durch Luftblasen entstandenen Löcher. Die Larven zogen sich in die Löcher zurück und spinnen über die Öffnung ein unregelmäßiges, grobmaschiges Netz. In das Netz wurden kleine Gipskristalle integriert, die die darunter liegende Vertiefung gut gegenüber dem umgebenden Gipsbett tarnte. In den Abbildungen 64 und 65 ist diese geöffnete Larven- und Puppenhöhle zunächst in einer Übersicht und daneben in einer Ausschnittsvergrößerung dargestellt. In dem Randbereich der Vertiefung sind deutlich die Reste der aus Spinnfäden und Gipskristallen bestehenden Deckelkonstruktion zu erkennen. Im Experiment 00.01 wurde am fünften Tag nach Versuchsbeginn eine derartige Verschlusskonstruktion festgestellt. Im Zeitraum zwischen dem 22. und 24 Tag nach Versuchsbeginn durchbrachen zwei Imagines von *G. joyioides* das Netz und schlüpfen aus der darunter liegenden Vertiefung. Da der abschirmende „Deckel“ bis zum Zeitpunkt des Schlüpfens der Imagines unversehrt blieb, läßt sich rückschließen, daß die Larven innerhalb dieser Zeitdauer von 17-19 Tagen keine Nahrung mehr aufgenommen haben. Nichtsdestotrotz verlief jedoch gerade in diesem Fall die postembryonale Entwicklung ausgehend vom zweiten Larvalstadium bis zu den Imagines erfolgreich. Dieser Aspekt pointiert die Notwendigkeit einer ausreichenden Nahrungsversorgung in den ersten Tagen der Larvenentwicklung.

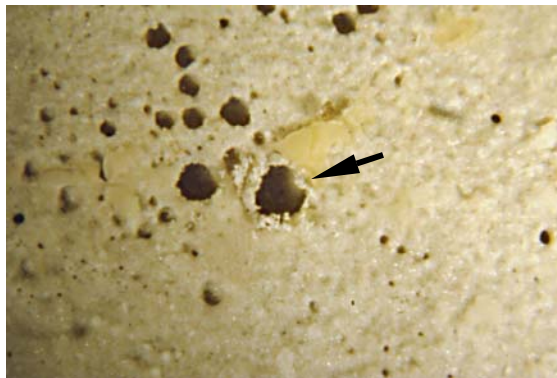


Abbildung 64: In den Aufzuchtsschalen im Gipsboden befindliche Höhlungen, die beim Aushärten des Gipses aus eingeschlossenen Luftblasen entstanden. Die im Bildmittelpunkt (Pfeil) befindliche Höhlung wurde von zwei Käferlarven gemeinsam als Larven- und Puppenhöhle genutzt. Nach dem Schlupf der Imagines ist das eigentlich die Öffnung verschließende „Deckel“-Gespinst aus Spinnfäden und Gipskristallen durchbrochen. Weite des zentral liegenden Loches: 4mm.

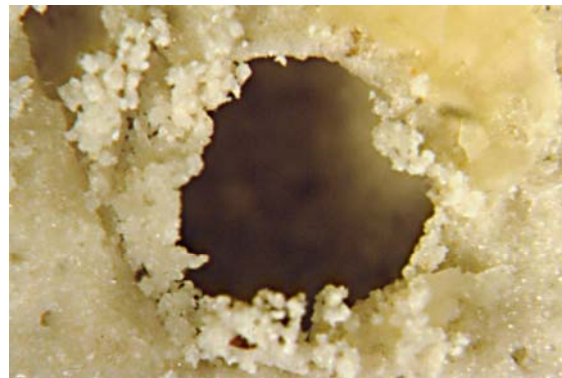


Abbildung 65: Detailansicht von Abbildung 64. Deutlich sind an der Höhlenrandung die Reste des die Höhlung verschließenden Deckels erkennbar, der nun nach dem Schlupf der Imagines zerrissen ist. Von den Larven wurde die Höhlung durch ein unregelmäßiges Gespinst, in das zahlreiche Gipskristalle eingebaut wurden, abgeschottet. Lochweite: 4mm.

Die Käfer spinnen sich im Laborexperiment nicht nur in das künstliche Substrat, sondern auch zwischen den dargebotenen Hutteilen von *Marasmius alliaceus* zwischen den Lamellen in Form von Gespinsthöhlungen ein (siehe Abbildungen 66 und 67). Im Freiland wurde der im Laborversuch beobachtete Bau von Gespinsthöhlen zwischen den Lamellen der Fruchtkörper nie beobachtet.

Die Aufzuchtversuche zusammenfassend wird zunächst die hohe Mortalität der Eier, Larven und Puppen auffällig. Sämtliche Entwicklungsstadien reagierten in äußerst

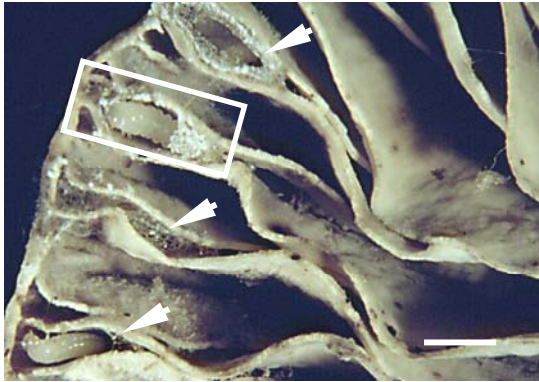


Abbildung 66: Gespinsthöhlenbau (Pfeile) von *Gyrophaena*-Larven an einem eintrocknenden Fruchtkörperhut von *Marasmius alliaceus*. Der Kasten markiert die im rechten Bild dargestellte Ausschnittsvergrößerung. Teilstrich 2000µm.

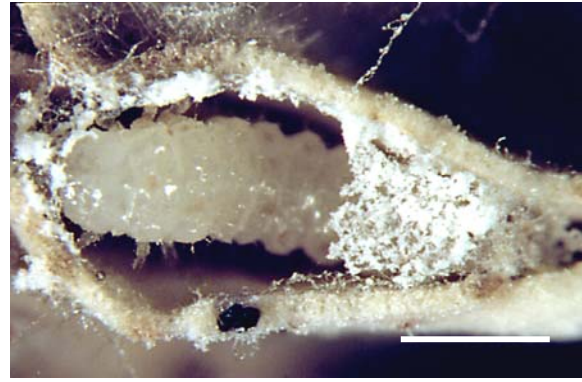


Abbildung 67: Ausschnittsvergrößerung von Abbildung 66. Gespinsthöhlenbau einer *Gyrophaena*-Larve. Zum Auskleiden des Gespinst werden Strukturelemente des Hymeniums in das Gespinst eingebaut. Teilstrich 1000µm.

empfindlicher Weise auf Trockenheit, übermäßige Feuchte oder Pilzbefall. Insbesondere das Ei- und das erste Larvalstadium waren hier ausgesprochen anfällig. Das erste Larvenstadium erwies sich zudem als sehr empfindlich gegenüber Nahrungsmangel, während die beiden nachfolgenden Larvalstadien in dieser Hinsicht widerstandsfähiger sind. Aufgrund der geringeren Fäulnisprozesse und der einfachen beständigen Verfügbarkeit erwies sich in den Aufzuchtexperimenten das Angebot von *Saccharomyces cerevisiae* in Form von gepreßter frischer Bäckerhefe als Futtermittel gegenüber der Darreichung von Fruchtkörperhutstücken als ausgesprochen gut geeignet. In den Entwicklungsexperimenten wurde der Einflußfaktor der Temperatur für die späte Emryonalentwicklung herausgestellt.

In ihrer Gesamtheit zeigten die Versuche in allen Entwicklungsphasen der präimaginalen Käfer eine Streuung in den Entwicklungszeiten. Der vollständige Entwicklungszyklus von *G. joyioides* von der Eiablage bis zu dem Schlupf der Imagines nahm eine Zeitspanne von bis zu 26 Tagen ein. Allerdings benötigen die entscheidenden Entwicklungsphasen, wie die Eilarvenentwicklung und die Entwicklung der drei Larvenstadien, in der die Insekten aufgrund der benötigten Umgebungsfeuchte und aufgrund der notwendigen Nahrungsaufnahme an die ephemeren Basidiome der agaricoiden Pilze gebunden sind, bedeutend weniger Zeit.

3.6 Ergebnisse der Untersuchung zur insektenvermittelten Sporenausbreitung bei der Ansiedlung an agaricoiden Pilzfruchtkörpern

Bisher wurde aufgezeigt, welche Faktoren einen Einfluß auf die Käferbesiedlung an Pilzfruchtkörpern besitzen. Es wurde dargestellt, daß die Käfer die Basidiome der agaricoiden Pilze in unterschiedlicher Weise und in verschiedenen mehr oder weniger ausgeprägten spezifischen Bindungen nutzen. In diesem letzten Punkt wird nun der Fragestellung nachgegangen, ob und in welcher Form auch die Pilze einen Vorteil aus der Insektenansiedlung an ihren Basidiomen ziehen können. Hierzu wurde die Möglichkeit einer vektoriellen Ausbreitung von Pilzsporen durch die basidiombesiedelnden Insekten untersucht. Zur Einschätzung dieser Möglichkeit wurde auch betrachtet, ob von den Käfern gewonnene Wirtspilzsporen im Laborexperiment Keimfähigkeit besitzen. Neben diesem Aspekt wurde aber auch das Spektrum filamentöser Pilzarten betrachtet, die potentiell durch die basidiombesiedelnden Insekten ausgebreitet werden können. Neben den Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit ihren spezifischen Käferassoziationen wurden in diesem Punkt die drei weiteren Pilzarten *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. in die Untersuchung miteinbezogen. Diese Pilzarten kennzeichnen sich insbesondere in der Zerfallsphase ihrer Fruchtkörper durch stetigere jedoch eher unspezifische Insektenbesiedlungen. In diesem Untersuchungspunkt wurden neben der Ordnung der Coleoptera auch Insekten aus der Ordnung der Diptera betrachtet.

3.6.1 Sporenauszählungen

Zunächst galt es zu erheben, welche Basidiosporenmengen durch die sich an den Basidiomen ansiedelnden Insekten potentiell verschleppt und somit ausgebreitet werden können. Die folgenden Tabellen geben anhand der vorgefundenen mittleren Sporenanzahlen

Tabelle 57: Auf die Insektenindividuen gemittelte Basidiosporenanzahl von *Megacollybia platyphylla*, die anhand von Abspülversuchen von den Insekten gewonnen werden konnten. [Faeces]: Untersuchung der abgesonderten Faeces. N: Anzahl untersuchter Insekten, Mittelw.: Mittelwert. Zur Vorgehensweise bei der Ermittlung der Basidiosporenanzahl siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.9.

<i>Megacollybia platyphylla</i>	Insektengruppe	Insekten	Sammelort	N Insekten	Mittelw. Sporen
	Diptera	Drosophilidae u. Sphaeroceridae	Basidiom	2	0
	Staphylinidae	<i>G. joyioides</i> u. <i>G. gentilis</i>		47	0,11
	Staphylinidae	<i>O. alternans</i>		6	0
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i>	Boden	5	0
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i> [Faeces]		2	0

geordnet nach den verschiedenen Pilzarten und Insektengruppen Auskunft über die hierbei festgestellten Basidiosporenmengen, die den Insekten am Integument anhafteten. Die mit dem Zusatz Faeces gekennzeichneten Bedingungen spiegeln die Gewinnung der Basidiosporen nicht durch Abspülung vom Integument des Insektes sondern durch Isolation aus dem Kot wider.

Aus der Tabelle 57 wird ersichtlich, daß bei den Diptera keine und selbst bei den eng mit *Megacollybia platyphylla* assoziierten Staphyliniden *G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans* nur verschwindend geringe Basidiosporenanzahlen der Wirtspilzart von den Insekten ab gespült wurden. Bei den vom Boden in der unmittelbaren Nähe oder direkt an *Megacollybia platyphylla* Basidiomen aufgesammelten sieben *Geotrupes stercorosus* wurden weder in der Faeces noch durch die Körperabspülungen Sporen von *Megacollybia platyphylla* nachgewiesen.

In Tabelle 58 sind die Ergebnisse für *Armillaria mellea* agg. wiedergegeben. Da sich an den Basidiomen dieser Pilzart insbesondere im Stadium des Verfalls der Fruchtkörper (siehe hierzu Abbildung 20) neben verschiedenen Käferarten vielzählig auch Insekten aus der Ordnung der Diptera einstellen, wurde in diesem Versuch auch dieser Insektengruppe mit Tieren aus den Familien der Sphaeroceridae und Heleomyzidae Beachtung geschenkt.

Tabelle 58: Auf die Insektenindividuen gemittelte Basidiosporenanzahl von *Armillaria mellea* agg., die anhand von Abspülversuchen von den Käfern gewonnen werden konnten. Mittelw.: Mittelwert., N: Anzahl. Es gilt zu beachten, daß bei den mit einem Sternchen (*) gekennzeichneten mittleren Basidiosporenzahlen Einzelabspülungen mit fixierten Basidiosporenzahlen des Wertes 300 einfließen, da aufgrund der hier vorgefundenen Basidiosporenmengen eine annähernde Auszählung der Basidiosporen in zwei Minuten nicht annähernd möglich war. Zur Vorgehensweise bei der Ermittlung der Basidiosporenanzahl siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.9.

<i>Armillaria mellea</i> agg.	Insektengruppe	Insekten	Sammelort	N Insekten	Mittelw. Sporen
	Diptera	Sphaeroceridae u. Heleomyzidae	Basidiom	16	24,44*
	Staphylinidae	<i>Atheta</i> spp.		3	3,67

In den Körperabspülungen der Sphaeroceriden und Heleomyziden wurde bei 16 Tieren eine mittlere Anzahl von 24,44 *Armillaria mellea* agg.-Sporen nachgewiesen. Bei den Körperabspülungen der drei Staphylinidae der Gattung *Atheta*, die insbesondere in der Fäulnisphase der Basidiome zum Teil in hohen Individuenzahlen vorkommen, wurde eine mittlere Sporenanzahl von 3,67 Sporen nachgewiesen. Somit sind die mittlere Sporenanzahl aus den Körperabspülungen der an den Basidiomen von *Armillaria mellea* agg. siedelnden Insekten gegenüber den Sporenanzahlen, die aus den Abspülversuchen bei *Megacollybia platyphylla* gewonnen wurden, leicht erhöht, jedoch noch immer eher gering. Nichtsdestotrotz wurden an *Armillaria mellea* agg. durchaus einzelne Insekten gefunden, die eine sehr hohe Sporenmenge dieses Forstparasiten mit sich trugen. So ist die mittlere Sporenanzahl bei den Diptera mit einem Sternchen (*) gekennzeichnet, das besagt, daß hier bei Einzelinsekten so hohe Sporenanzahlen festgestellt wurden, daß sie nicht mehr annähernd ausreichend im vorgegebenen Zeitintervall von zwei Minuten ausgezählt werden konnten. Aus diesem Grund

wurden in diesen Fällen zur Berechnung der mittleren Sporenzahl die in den jeweiligen Einzelabspülungen in den zehn Mikrolitern vorgefundene Sporenzahl mit 300 fixiert.

In den beiden weiteren Tabellen 59 und 60 werden die Ergebnisse der Sporenauszählung der an den Basidiomen von *Pholiota squarrosa* und *Pholiota aurivella* siedelnde Insektenarten im Hinblick auf anhaftende Sporenmengen der beiden Pilzarten dargelegt.

Tabelle 59: Auf die Insektenindividuen gemittelte Basidiosporenanzahl von *Pholiota squarrosa*, die anhand von Abspülversuchen von den Käfern gewonnen werden konnten. Mittelw.: Mittelwert., N: Anzahl. Zur Vorgehensweise bei der Ermittlung der Basidiosporenanzahl siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.9.

<i>Pholiota squarrosa</i>	Insektengruppe	Insekten	Sammelort	N Insekten	Mittelw. Sporen
	Diptera	Heleomyzidae	Basidiom	1	0
	Staphylinidae	<i>Atheta</i> spp.		29	6,10
	Staphylinidae	<i>O. alternans</i>		5	1,20
	Staphylinidae	<i>Proteinus</i> sp.		2	0,50
	Staphylinidae	<i>Autalia longicornis</i> Scheerp.		1	1

Tabelle 60: Auf die Insektenindividuen gemittelte Basidiosporenanzahl von *Pholiota aurivella*, die anhand von Abspülversuchen von den Käfern gewonnen werden konnten. Mittelw.: Mittelwert., N: Anzahl. Es gilt zu beachten, daß bei den mit einem Sternchen (*) gekennzeichneten mittleren Basidiosporenzahlen Einzelabspülungen mit fixierten Basidiosporenzahlen des Wertes 300 einfließen, da aufgrund der hier vorgefundenen Basidiosporenmengen eine annähernde Auszählung der Basidiosporen in zwei Minuten nicht annähernd möglich war. Zur Vorgehensweise bei der Ermittlung der Basidiosporenanzahl siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.9.

<i>Pholiota aurivella</i>	Insektengruppe	Insekten	Sammelort	N Insekten	Mittelw. Sporen
	Rhizophagidae	<i>Rhizophagus picipes</i> Oliv. u. <i>Rhizophagus bipustulatus</i> F.	Basidiom	2	9
	Staphylinidae	<i>Atheta</i> spp.		5	19
		<i>Lathrimaeum atrocephalum</i> (Gyll.)		3	205,33*
		<i>O. alternans</i>		2	25
		<i>Proteinus</i> spp.		8	6
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i>		3	161*
	Staphylinidae	<i>Othius punctulatus</i> (Gze.)	Boden	1	3
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i>		5	65,50*
		<i>Geotrupes stercorosus</i> [Faeces]		3	300*

Die Sporenauszählung abgespülter Basidiosporen weist bei *Pholiota squarrosa* lediglich für *Atheta* spp. mit einer mittleren Sporenanzahl von 6,10 Sporen bei 29 untersuchten Atheten einen höheren Wert auf. Insgesamt waren aber in den untersuchten Fällen nur geringe Sporenanzahlen zu notieren. Bei den Sporenauszählungen von den an Basidiomen der Pilzart *Pholiota aurivella* siedelnden Insekten waren hingegen zum Teil sehr hohe Sporenmengen der Wirtspilzart zu verzeichnen. Neben geringen Sporenanzahlen bei *Othius punctulatus*, *Rhizophagus* spp. und *Proteinus* spp. ließen sich bei *Atheta* spp. mit einer mittleren Sporenanzahl von 19 und bei *O. alternans* mit einer mittleren Sporenanzahl von 25 Sporen größere Sporenmengen nachweisen. Bei *Lathrimaeum atrocephalum* und *Geotrupes*

stercorus erbrachte die lichtmikroskopische Auszählung mittlere Basidiosporenanzahlen von über 150 Wirtspilzsporen. Dabei verdient Erwähnung, daß selbst bei den sich nicht direkt am Basidiom sondern am Boden ungefähr 50 cm unterhalb der Pilzfruchtkörper aufhaltenden *Geotrupes stercorus* eine mittlere Sporenanzahl von 65,5 Basidiosporen nach der Körperabspülung ausgezählt wurde. In der aufgefangenen Faeces von gleichfalls am Boden aufgesammelten *Geotrupes stercorus* wurden ebenfalls teilweise sehr hohe Basidiosporenmengen von *Pholiota aurivella* festgestellt.

Unter dem Lichtmikroskop wiesen die *Pholiota*-Sporen, die sich im Enddarm der Käfer finden ließen oder aus der Faeces von Käfern isoliert wurden und somit eine Darmpassage durchlaufen hatten, nur in wenigen seltenen Fällen sichtbare Strukturschäden auf. Die potentielle Keimfähigkeit derartiger Sporen auch nach der Darmpassage wurde mit der nachfolgenden Analyse verdeutlicht. Bei vier auf mit Antibiotika versetzten Malzagarplatten (aMA-Platten) ausgelegten, steril präparierten und mit *Pholiota aurivella*-Sporen versehenen Enddarmabschnitten von *Atheta corvina* (Thoms.), *Lathrimaeum atrocephalum*, *O. alternans* (2x) und *Rhizophagus bipustulatus* (2x) konnte das Auswachsen von *Pholiota aurivella*-Schnallenmyzel analysiert werden. Die Zugehörigkeit des Schnallenmyzels zur Art *Pholiota aurivella* wurde durch lichtmikroskopische Studie anhand der Literatur von JACOBSSON (1989) eindeutig verifiziert. Im zwei Fällen wurde die aMA-Platte bei *O. alternans* und *Rhizophagus bipustulatus* von einem Zygomyzeten der Gattung *Mucor* vollständig besiedelt. *Pholiota aurivella*-Myzel wurde in diesen Fällen nicht vorgefunden. Zur Übersicht werden die Ergebnisse in Tabelle 61 noch einmal zusammengefaßt dargestellt.

Tabelle 61: Untersuchung von im Enddarm verschiedener Käfer vorkommenden *Pholiota aurivella*-Sporen auf ihr Keimverhalten auf aMA-Platten nach erfolgter Darmpassage. +: positiver Nachweis von *Pholiota aurivella*-Myzelien in den Kulturschalen, -: negativer Nachweis von *Pholiota aurivella*-Myzelien in den Kulturschalen. (Schnallenmyzel)!: Nachweis von ausgebildetem Schnallenmyzel in der Kulturschale.

<i>Pholiota aurivella</i>	Käferart	Vorkommen <i>Pholiota aurivella</i> -Myzel
	<i>Atheta corvina</i>	+ (Schnallenmyzel)!
	<i>Lathrimaeum atrocephalum</i>	+ (Schnallenmyzel)!
	<i>O. alternans</i>	+ (Schnallenmyzel)!
	<i>O. alternans</i>	- (<i>Mucor</i> sp.)
	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	+ (Schnallenmyzel)!
	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	- (<i>Mucor</i> sp.)

Die Ergebnisse der Basidiosporenabspülungen und Basidiosporenauszählungen zusammenfassend lassen sich mehrere Aspekte feststellen: Bei *Megacollybia platyphylla*, einer Pilzart mit einer aufgezeigt hohen Besiedlungsquote und spezifischem Interaktionsgeschehen mit *Gyrophæna* spp. und *O. alternans* ließen sich nur geringe Basidiosporenzahlen von den sich am Fruchtkörper befindenden Insekten abspülen. Bei den als Vergleichspilze hinzugezogenen Arten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* ergaben sich hingegen andere Verhältnisse. Hier wurden nach den Körperabspülungen höhere Sporenanzahlen festgestellt. Es zeigte sich jedoch auch, daß

Abspülungen mit hohen mittleren Sporenzahlen zum Teil auf einzelne Abspülungen zurückzuführen waren, in denen besonders hohe Basidiosporenmengen gefunden wurden. In diesem Zusammenhang sind vor allem die bei *Pholiota aurivella* belegten Ereignisse herauszuheben. Nach erfolgter Darmpassage blieb, wie Kultivierungsversuche zeigten, die Keimfähigkeit zumindest einzelner *Pholiota aurivella*-Sporen erhalten. In den Kulturschalen bildeten sich Schnallenmyzelien aus.

3.6.2 Analyse des Pilzartenspektrums und Keimungspotentials der von Insekten abgespülten Pilzsporen im aMA-Plattentest

Nachdem die vorherige Untersuchung zeigte, daß Insekten in einigen Assoziationen mit agaricoiden Pilzen das allgemeine Potential besitzen, keimfähige Basidiosporen der Pilzarten, auf deren Basidiomen die Insekten siedeln, zu verschleppen, wird in einer weiterführenden Untersuchung studiert, welche Pilzarten sich nach der Körperabspülung der Insekten aus dem ehemals dem Integument anhaftenden Inokulum im Laborversuch auf aMA-Platten etablierten. Durch diese Untersuchung wird ein erster Einblick in das Spektrum von Pilzarten, die potentiell von fruchtkörperbesiedelnden Insekten verbreitet werden können, erwartet. Neben den in der vorliegenden Arbeit im Schwerpunkt behandelten Wirtspilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* werden auch die Pilzarten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota squarrosa* und *Pholiota aurivella* in die Untersuchung miteinbezogen. Die nachfolgenden Tabellen 63 bis 67 geben zum einen Auskunft über das Pilzartenspektrum und liefern überdies weitere Hinweise über die Möglichkeit einer epizooischen Ausbreitung der Wirtspilzarten durch die fruchtkörperbesiedelnden Insekten. Die Tabelle 62 zeigt einen Überblick über die Ergebnisse einer weiteren Versuchseinheit. In der

Tabelle 62: Übersicht über die Anzahl vorgenommener Abspülversuche und eingesetzter Insekten. Neben der Anzahl und dem prozentualen Anteil der Abspülversuche, in denen keine Myzelien wuchsen, wird die Anzahl und der prozentuale Anteil von Versuchen gezeigt, in denen Myzel der Wirtspilze festzustellen war. N. Absp.: Anzahl der Abspülversuche mit eingesetzten aMA-Platten, N abgespülte Insekten: Anzahl der abgespülten Insekten, N o. Myzel: Anzahl der aMA-Platten ohne wachsende Myzelien, N Wirtspilz: Anzahl der aMA-Platten, auf denen Myzel der Wirtspilze festgestellt wurde.

Wirtspilz	N Absp.	N abgespülte Insekten	N o. Myzel	%	N Wirtspilz	%
<i>Megacollybia platyphylla</i>	24	207	9	37,5	0	0,0
<i>Marasmius alliaceus</i>	10	66	4	40,0	0	0,0
<i>Pholiota squarrosa</i>	10	39	0	0,0	3	30,0
<i>Pholiota aurivella</i>	24	66	0	0,0	13	52,0
<i>Armillaria mellea</i> agg.	4	4	0	0,0	3	75,0

Tabelle 62 sind die Zahl der in dieser Versuchseinheit vorgenommenen Abspüluntersuchungen und die Zahl der dabei eingesetzten Insekten dargelegt. Ferner wird die Anzahl und der prozentuale Anteil der aMA-Platten dargestellt, auf denen keinerlei

Pilzmyzelien auftraten. In den letzten zwei Spalten ist die Anzahl und der prozentuale Anteil von aMA-Platten dargestellt, auf denen die Myzelien der jeweiligen Wirtspilze vorkamen.

Aus der Tabelle 62 werden verschiedene Sachverhalte augenfällig. Sowohl bei *Megacollybia platyphylla* als auch bei *Marasmius alliaceus* gab es einen deutlichen Anteil von aMA-Platten, auf denen auch nach zwölfwöchiger Inkubationszeit keinerlei Pilzmyzelien aufkamen. Gleichfalls wurden weder bei *Megacollybia platyphylla* noch bei *Marasmius alliaceus* bei einem der 24 beziehungsweise zehn Abspülversuche auf den aMA-Platten Myzelien dieser Pilzarten nachgewiesen. Bei den gewählten Vergleichsarten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* fanden sich hingegen in allen Untersuchungen filamentöse Myzelien auf den aMA-Platten. Der prozentuale Anteil der aMA-Platten, auf denen die Wirtspilzmyzelien vorkamen, erreichte hier ein Niveau zwischen 30 und 75 Prozent. Sowohl bei *Pholiota aurivella*, als auch bei *Pholiota squarrosa* wurde bei den lichtmikroskopischen Analysen der Pilzmyzelien ein Schnallenmyzel vorgefunden. Bei *Armillaria mellea* agg. erregte bei den Ausplattierungsversuchen der Abspüllösungen eine weitere Beobachtung Aufmerksamkeit. Auf aMA-Platten (siehe Abbildung 68) wurde zunächst lediglich das Aufkommen von Hefekulturen beobachtet. Erst drei Wochen später, nachdem sich die Hefekulturen sichtbar weiterentwickelt hatten, wurden zumeist in unmittelbarer Nähe zu den Hefekulturen das Auswachsen von Myzelien beobachtet. Nach dem Überimpfen und Kultivierung auf neuen aMA-Platten ließen sich diese Myzelinitiale aufgrund der sich nun in Kultur bildenden charakteristischen Rhizomorphen eindeutig der Wirtspilzart *Armillaria mellea* agg. zuordnen. Es wurde somit eine zeitlich verzögerte Ausbildung von Myzelien von *Armillaria mellea* agg. in der unmittelbaren Nähe zu sich auf dem Medium etablierenden, jedoch hier nicht näher untersuchten Hefepilzkulturen festgestellt. Es sei jedoch darauf hingewiesen, daß im Enddarm und in der Faeces untersuchter Käfer immer wieder Hefepilze gefunden wurden, die bei der vergleichenden lichtmikroskopischen Untersuchung auffallende morphologische Ähnlichkeiten mit der Hefekultur des hier beschriebenen Versuchansatzes zeigten.

Die weiteren Tabellen 63 bis 67 veranschaulichen nun ein Pilzartenspektrum, das nach erfolgter Abspülung der basidiombesiedelnden Insekten mit anschließender Kultivierung der Abspüllösung auf den aMA-Platten auftrat. In den Tabellen ist dieses Pilzartenspektrum der verschiedenen Abspülversuchen, in denen die gleiche Insektenart beziehungsweise Insektengruppe eingesetzt worden war, zusammenfassend nacheinander für *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus*, *Armillaria mellea* agg., *Pholiota squarrosa* und *Pholiota*



Abbildung 68: Ausplattierung einer Sporenabspülung eines von Fruchtkörpern von *Armillaria mellea* agg. abgesammelten lebenden *Atheta* sp.-Individuums. Nachdem sich zunächst nur Hefekulturen gebildet hatten, zeigten sich nach einer Inkubationszeit von drei Wochen in unmittelbarer Nähe der sich vergrößernden Hefekulturen Myzelstrukturen von *Armillaria mellea* agg. (Pfeil). Teilstrich 2cm.

aurivella aufgeführt. Die aus den Körperabspülungen und Kultivierungen erhaltenen Pilzarten sind in den Tabellen innerhalb der jeweils untersuchten Insektenart/ Insektengruppe alphabetisch geordnet. Dabei werden zunächst die Zygomycota abgehandelt. Es folgen die weiteren Pilzarten und zuletzt - sofern vorhanden - die entsprechende Wirtspilzart, von deren Basidiomen die Insekten abgesammelt worden waren.

Tabelle 63: Artenspektrum von filamentösen Pilzen, die aus Abspülungsversuchen fruchtkörperbesiedelnder Insekten (*Megacollybia platyphylla*) nach Ausplattieren der Abspüllösung (30µl) auf aMA-Platten auftraten. Das Artenspektrum wird in der Tabelle für die verschiedenen Insektengruppen getrennt aufgelistet. n: Anzahl der abgespülten Insekten, m: Anzahl der durchgeführten Abspülversuche, F: Fundhäufigkeit.

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Megacollybia platyphylla</i>	Staphylinidae	<i>Gyrophana</i> spp. (175/11)	<i>Mortierella pulchella</i> Linnemann	1
			<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1
			<i>Acremonium butyri</i> (van Beyma) W. Gams	1
			<i>Acremonium strictum</i> W. Gams	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex	1
			<i>Hyalodendron lignicola</i>	1
			<i>Mycelia sterilia</i>	1
			<i>Penicillium</i> spp.	2
			<i>Tilachlidium brachiatum</i> (Batch per Fr.) Petch	1
			<i>Trichoderma</i> sp.	1
			<i>Trichoderma virens</i> (J. Miller, Giddens & Foster) von Arx	1
			<i>Tritirachium</i> sp.	1
			<i>Verticillium lecanii</i> (Zimm.) Viégas	1
		<i>O. alternans</i> (20/5)	<i>Acremonium butyri</i> (van Beyma) W. Gams	1
			<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	2
			<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	2
			<i>Trichoderma viride</i> Pers. ex Gray	2
		<i>Atheta</i> spp. (13/1)	<i>Mycelia sterilia</i>	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
	Elateridae (1/1)		<i>Leptographium</i> sp.	1
			<i>Thielaviopsis basicola</i> (Berk. & Br.) Ferraris	1
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i> (1/1)	<i>Mortierella isabellina</i> Oudemans & Koning	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
	Diptera	<i>Drosophilidae</i> u. <i>Sphaeroceridae</i> (3/3)	<i>Cladosporium</i> sp.	1
			<i>Mortierella</i> sp.	1
			<i>Mortierella ramanniana</i> (Möller) Linnemann	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
			<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	1
			<i>Verticillium insectorum</i> (Petch) W. Gams	1

Tabelle 64: Artenspektrum von filamentösen Pilzen, die aus Abspülungsversuchen fruchtkörperbesiedelnder Insekten (*Marasmius alliaceus*) nach Ausplattieren der Abspüllösung (30µl) auf aMA-Platten auftraten. Das Artenspektrum wird in der Tabelle für die verschiedenen Insektengruppen getrennt aufgelistet. n: Anzahl der abgespülten Insekten, m: Anzahl der durchgeführten Abspülversuche, F: Fundhäufigkeit.

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Marasmius alliaceus</i>	Staphylinidae	<i>G. gentilis</i> (60/9)	<i>Calcariosporium</i> sp.	1
			<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fres.) de Vries	2
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	1
			<i>Leptographium</i> sp.	1
			<i>Mycelia sterilia</i>	2
			<i>Penicillium</i> sp.	1
			<i>Trichoderma</i> sp.	1
			<i>Tritirachium</i> sp.	1
	<i>Gyrophana</i> [Larven] (6/1)		<i>Mortierella</i> sp.	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	1
			<i>Trichothecium roseum</i> (Pers.) Link ex Gray	1

Tabelle 65: Artenspektrum von filamentösen Pilzen, die aus Abspülungsversuchen fruchtkörperbesiedelnder Insekten (*Armillaria mellea* agg.) nach Ausplattieren der Abspüllösung (30µl) auf aMA-Platten auftraten. Das Artenspektrum wird in der Tabelle für die verschiedenen Insektengruppen getrennt aufgelistet. n: Anzahl der abgespülten Insekten, m: Anzahl der durchgeführten Abspülversuche, F: Fundhäufigkeit.

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Armillaria mellea</i> agg.	Staphylinidae	<i>Atheta</i> spp. (2/2)	<i>Geotrichum decipiens</i> (L. Tulasne & R. Tulasne) W. Gams	1
			<i>Armillaria mellea</i> agg.	2
	Diptera	Sphaeroceridae u. <i>Mycetophila</i> sp. (2/2)	<i>Acremonium strictum</i> W. Gams	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	1
			<i>Geotrichum decipiens</i>	2
			<i>Graphium</i> sp.	1
			<i>Armillaria mellea</i> agg.	1

Tabelle 66: Artenspektrum von filamentösen Pilzen, die aus Abspülungsversuchen fruchtkörperbesiedelnder Insekten (*Pholiota squarrosa*) nach Ausplattieren der Abspüllösung (30µl) auf aMA-Platten auftraten. Das Artenspektrum wird in der Tabelle für die verschiedenen Insektengruppen getrennt aufgelistet. n: Anzahl der abgespülten Insekten, m: Anzahl der durchgeführten Abspülversuche, F: Fundhäufigkeit.

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Pholiota squarrosa</i>	Staphylinidae	<i>Atheta</i> spp. (26/2)	<i>Mortierella isabellina</i> Oudemans & Koning	1
			<i>Mucor</i> sp.	1
			<i>Phialophora</i> sp.	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
			<i>Verticillium fungicola</i> (Preuss) Hassebr.	1
			<i>Pholiota squarrosa</i>	2

(Fortsetzung von Tabelle 66)

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Pholiota squarrosa</i>	Staphylinidae	<i>Autalia longicornis</i> (1/1)	<i>Pholiota squarrosa</i>	1
		<i>O. alternans</i> (8/3)	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1
			<i>Chaetopsina</i> sp.	1
			<i>Paecilomyces farinosus</i> (Holm ex Gray) A.H.S Brown & G.Sn.	1
			<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	1
			<i>Mycelia sterilia</i>	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
	Diptera	<i>Heleomyzidae</i> <i>Bolitophilella cinerea</i> (3/3) u.	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	3
			<i>Acremonium terricola</i> (Miller & al.) W. Gams	1
			<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fres.) de Vries	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	2
			<i>Mycelia sterilia</i>	1
			<i>Penicillium</i> sp.	1
			<i>Trichoderma viride</i> Pers. ex Gray	1

Tabelle 67: Artenspektrum von filamentösen Pilzen, die aus Abspülungsversuchen fruchtkörperbesiedelnder Insekten (*Pholiota aurivella*) nach Ausplattieren der Abspüllösung (30µl) auf aMA-Platten auftraten. Das Artenspektrum wird in der Tabelle für die verschiedenen Insektengruppen getrennt aufgelistet. n: Anzahl der abgespülten Insekten, m: Anzahl der durchgeführten Abspülversuche, F: Fundhäufigkeit.

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
<i>Pholiota aurivella</i>	Staphylinidae	<i>Atheta corvina</i> , <i>A. marcida</i> u. <i>A. pittonii</i> (43/6)	<i>Mortierella isabellina</i> Oudemans & Koning	1
			<i>Catenularia</i> sp.	1
			<i>Cladobotryum varium</i> Nees: Fr.	1
			<i>Cladosporium</i> sp.	1
			<i>Geomyces pannourum</i> (Link) Sigler & Carm.	2
			<i>Graphium</i> sp.	1
			<i>Mycelia sterilia</i>	2
			<i>Oedocephalum</i> sp.	1
			<i>Paecilomyces farinosus</i> (Holm ex Gray) A.H.S Brown & G. Sn.	1
			<i>Penicillium</i> spp.	7
			<i>Phialophora americana</i> (Nannf.) Hughes	1
			<i>Verticillium fungicola</i> (Preus) Hasselbr.	1
			<i>Pholiota aurivella</i>	3
		<i>O. alternans</i> (2/2)	<i>Pholiota aurivella</i>	2
		<i>Proteinus</i> sp. (3/3)	<i>Mortierella ramanniana</i> (Möller) Linnemann	1
			<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	1
			<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & Carm.	1
			<i>Penicillium restrictum</i> Gilman & Abbott	1

(Fortsetzung von Tabelle 67)

	Insektengruppe	abgespülte Insektenart (n/m)	Pilzarten	F
Pholiota aurivella	Staphylinidae	<i>Proteinus</i> sp. (3/3)	<i>Penicillium</i> sp.	1
			<i>Pholiota aurivella</i>	2
		<i>Lathrimaeum atrocephalum</i> (3/3)	<i>Penicillium</i> spp.	3
			<i>Pholiota aurivella</i>	2
	Rhizophagidae	<i>Rhizophagus picipes</i> u. <i>R. bipustulatus</i> (3/3)	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1
			<i>Trichoderma</i> sp.	1
			<i>Pholiota aurivella</i>	2
	Geotrupidae	<i>Geotrupes stercorosus</i> (4/3)	<i>Mucor piriformis</i> Fischer	1
			<i>Mucor</i> sp.	1
			<i>Acremonium strictum</i> W. Gams	1
			<i>Beauveria bassiana</i> (Bals.) Vuill.	1
			<i>Chrysosporium</i> sp.	1
			<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link ex Gray	1
			<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & Cam	1
			<i>Graphium</i> sp.	1
			<i>Paecilomyces farinosus</i> (Holm ex Gray) A.H.S Brown & G. Sn.	1
			<i>Penicillium</i> spp.	2
			<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	1
			<i>Trichoderma</i> sp.	1
			<i>Trichoderma viride</i> Pers. ex Gray	1
			<i>Verticillium fungicola</i> (Preuss) Hasselbr.	1
			<i>Verticillium lamellicola</i> (F.E.V. Smith) W. Gams	1
			<i>Pholiota aurivella</i>	2
		<i>Geotrupes stercorosus</i> [Faeces] 2/2	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1
			<i>Mucor</i> sp.	1
			<i>Acremonium strictum</i> W. Gams	1
			<i>Calcarosporium arbuscula</i> Preuss	1
			<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fres.) de Vries	1
			<i>Gliocladium</i> sp.	1
			<i>Penicillium</i> spp.	3
			<i>Phialophora richardsiae</i> (Nannf.) Conant	1
			<i>Trichoderma</i> sp.	1
			<i>Verticillium fungicola</i> (Preuss) Hasselbr	1
			<i>Verticillium lamellicola</i> (F.E.V. Smith) W. Gams	1

Auf mehrere Aspekte, die sich aus den Tabellen 63 bis 67 ableiten lassen, ist hier hinzuweisen. In allen fünf Tabellen werden die geringen Werte der Fundhäufigkeiten der Pilzarten deutlich. Somit wurden in den Abspülversuchen vielfach eher neue Arten

vorgefunden, als daß diese in zwei unterschiedlichen Abspülversuchen auf den aMA-Platten wiederholt nachgewiesen wurden. In der Untersuchung sind konkurrenzstarke, rasch die aMA-Platten besiedelnde, ubiquitär vorkommende Pilzarten wie *Mucor* spp., *Penicillium* spp. und *Trichoderma* spp. häufig vertreten. Neben diesen in axenischen Kulturen schnell wachsenden und durchsetzungsstarken Pilzarten konnten jedoch auch eine Reihe weiterer Pilzarten nachgewiesen werden, die unterschiedlichen Ökotypen entsprechen. So wurden mit *Leptographium* sp., *Graphium* sp. oder *Catenularia* sp. Parasiten und Saprobionten an holzigen Pflanzen nachgewiesen. Zu einer weiteren Gruppe lassen sich Pilzarten wie *Beauveria bassiana*, *Paecilomyces farinosus*, *Verticillium lecanii* oder *Verticillium insectorum* zusammenfassen. Bei diesen Arten handelt es durchweg um Insekten befallende und parasitierende Pilzarten. Einen großen Teil im Artenspektrum nahmen jedoch Pilze ein, die in vielfältiger Form die Pilzfruchtkörper höher entwickelter Pilze besiedeln, parasitieren und diese abbauen. Dabei wurden neben unspezifisch einzustufenden Pilzarten wie Arten der Gattung *Trichoderma* auch spezifische Pilzparasiten wie *Verticillium fungicola*, *Verticillium lamellicola*, *Tilachlidium brachiatum* oder *Geotrichum decipiens* nachgewiesen. Bei den jeweiligen Wirtspilzarten wurden die vorangehend aufgezeigten Befunde bestätigt. Auch bei diesen Versuchsansätzen wurden keine Myzelien von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* nachgewiesen. Hingegen etablierten sich bei einigen Abspülversuchen Myzelien von *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa*. Insbesondere *Pholiota aurivella* wurde häufiger nach der Körperabspülung verschiedener Insekten auf den Kulturplatten festgestellt. Lediglich aus der Faeces von *Geotrupes stercorosus* ließen sich in diesen Versuchen keine Myzelien von *Pholiota aurivella* isolieren, gleichwohl hier durchaus vielzählige Wirtspilzsporen vorlagen. Auch bei *Armillaria mellea* agg. wurden in diesen Kultivierungsversuchen mehrmals die Myzelien dieses Forstpathogens nachgewiesen. Während für *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* wiederum keine epizoische Verbreitung durch basidiombesiedelnde Insekten festgestellt wurde, war diese vektorielle Form der Sporenausbreitung bei *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. nochmals bestätigend nachzuweisen.

3.7 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der verschiedenen Studien zur Thematik der Interaktionssysteme zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen sollen an dieser Stelle nochmals in ihren wichtigsten Punkten kurz zusammengefaßt werden.

Zunächst wurde aufgezeigt, daß die Pilzfruchtkörper der agaricoiden Pilze aufgrund ihres fehlenden Kontinuums der zeitlichen und räumlichen Fruktifikation bei gleichzeitig kurzer Fruktifikationszeit ein ephemeres und schwierig zu erringendes Mikrohabitat für Tiere darstellen. In der Untersuchung wurde jedoch herausgestellt, daß sich agaricoide Pilzarten in ihrem Fruktifikationsverhalten und somit auch in ihrer Fruchtkörperpräsenz deutlich voneinander unterscheiden. Es ließen sich zwei spezialisierte Insekten–Pilz-Assoziationen (*Gyrophana* spp. / *O. alternans* mit *Megacollybia platyphylla* und *G. gentilis* mit *Marasmius*

alliaceus) beschreiben. Diese zeichneten sich durch eine hohe Käferbesiedlung aus, in der die angeführten Käferarten mit hoher Dominanz und hoher Stetigkeit an den Fruchtkörpern anzutreffen waren. Diese Interaktionssysteme wurden in nachfolgenden Studien detailliert beleuchtet. Für die Käfer wurde ein aggregierendes Verhalten an den Basidiomen der beiden Pilzarten festgestellt, in das bei den Imagines kein intra- und interspezifischer Konkurrenzausschluß eingreift. Gleichzeitig wurde eine beständige Geschlechterverteilung im Verhältnis 1:1 an den Basidiomen verzeichnet. Weiterhin wurde deutlich herausgestellt, daß eine Vielzahl von abiotischen, biotischen und populationsbiologischen Faktoren mit unterschiedlichem Wirkungsgepräge die Ansiedlung der Käfer an den Basidiomen der agaricoiden Pilzarten beeinflusst.

In Laborversuchen, die das Ansiedlungsverhalten der Käfer an den Basidiomen untersuchten, wurde veranschaulicht, daß die Käfer auch unter künstlichen Bedingungen in der Lage sind, die Basidiome ihrer Wirtspilze zu diskriminieren. Auch hier konnte in Teilen aggregierendes Verhalten der Käfer festgestellt werden. In den Flugkäfigversuchen waren neben sehr hohen Besiedlungsquoten auch deutlich geringere Ansiedlungserfolge der Käfer an den dargebotenen Zielbasidiomen, und auch hohe Unterschiede in der Käfersterblichkeit zu verzeichnen.

In einem weiteren Punkt wurden durch Freiland- und Laborbeobachtungen die Einblicke in die Lebensweise der Käfer *G. joyioides* und *G. gentilis* vertieft. Dabei zeigte sich, daß zwei nahe verwandte, im gleichen Merotop lebende Käferarten in ihrer späten Embryonalentwicklung und bei der Eiablage unterschiedliche Strategien der Brutfürsorge entwickelten. Während *G. joyioides* ihre Nachkommenschaft durch den Bau von Bruthöhlen zwischen den Lamellen der Wirtspilze schützt, verlegt *G. gentilis* diesen Schutz in das Körperinnere des Muttertiers: Es wurde für *G. gentilis* eine ovovivipare oder vivipare/larvipare späte Embryonalentwicklung aufgedeckt und beschrieben. Im Labor durchgeführte Aufzuchtversuche der Ei- und Larvenstadien der *Gyrophæna* spp. können Auskunft über die Entwicklungsdauer der späten Embryonalentwicklung und der Postembryonalentwicklung bis zur Imago geben. Die Temperaturverhältnisse spielen bei der Entwicklung der Käfer eine bedeutende Rolle. Bei 16°C erfolgte die Entwicklung bei *G. joyioides* annähernd in 26 Tagen. Gemessen an der Verfügbarkeit eines agaricoiden Fruchtkörpers ist dies ein langer Zeitraum. Allerdings ist die Entwicklungsdauer bei den auf die Fruchtkörper angewiesenen Entwicklungsstadien - Eilarve und Larvenstadien – mit nur wenigen Tagen wesentlich kürzer. Bei höheren Temperaturen verkürzt sich dieser Entwicklungszeitraum, jedoch steigt gleichzeitig das Potential einer Infektion durch Mikroorganismen.

Im einem letzten Versuchsansatz wurde untersucht, inwieweit sich am Fruchtkörper eindringende Insekten das Potential besitzen, die Basidiosporen ihrer Wirtspilze auszubreiten. Anhand der durchgeführten Analysen wurde deutlich, daß *Gyrophæna* spp. und *O. alternans*, die eng mit *Megacollybia platyphylla* beziehungsweise *Marasmius alliaceus* assoziiert sind, kein Ausbreitungspotential für die Sporen ihrer Wirtspilze haben. Demgegenüber konnten von Insekten, die in eher unspezifischer Bindung an den Fruchtkörpern von *Pholiota squarrosa*, *Pholiota aurivella* oder *Armillaria mellea* agg., zu

finden waren, sowohl epizoisch als auch endozoisch keimfähige Sporen der Wirtspilze gewonnen werden. In diesen Fällen sind die basidiombesiedelnden Insekten als geeignete Ausbreitungsvektoren für die Pilzarten anzusehen. Die Analyse eines Pilzartenspektrums, das als epizoisches Pilzinokulum dem Integument der basidiombesiedelnden Insekten anhaftete, zeigte Pilzarten, die sich in verschiedene ökologische Kategorien einordnen ließen. Neben ubiquitär vorkommenden Pilzarten wurden pflanzen- und insektenpathogene Pilzarten registriert. Einen großen Teil im Pilzartenspektrum bestand aus Arten, die mehr oder weniger spezifisch die Fruchtkörper höherer Pilze parasitieren und abbauen.

4 Diskussion

Die vorliegende Studie untersuchte das Interaktionssystem zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen anhand ausgesuchter Pilz-Insekten-Modellsysteme. Nachfolgend werden die komplexen Strukturelemente, die innerhalb der betrachteten Mikroökosysteme auf die interagierenden Organismen wirken, zusammenfassend analysiert. Neben einer umfassenden Beschreibung der ausgewählten Interaktionssysteme wird verdeutlicht, daß die Untersuchung der Pilz-Käfer-Assoziationen zahlreiche Ansatzpunkte zum besseren Verständnis der Dynamik und der Strukturen in (Mikro-)Ökosystemen liefert.

Zunächst sollen die Beobachtungen und Ergebnisse der Untersuchungen genutzt werden, um zu einer Einschätzung des Mikrohabitats Pilzfruchtkörper in seiner natürlichen Umgebung zu kommen. Ein besonderes Augenmerk wird hier auf die räumliche und zeitliche Verfügbarkeit der Mikrohabitate und auf die Vorhersehbarkeit und die Beständigkeit der Fruktifikation gelegt.

In den anschließenden Abschnitten erfolgt die Beschreibung der ausgewählten spezifischen Käfer-Pilz-Interaktionssysteme, bevor es dann anhand der weitergehenden Fragestellung, inwieweit die basidiombesiedelnden Insekten als mögliche Vektoren einen Anteil bei der Ausbreitung der Basidiosporen leisten können, zu einer ökologischen Charakterisierung dieser speziellen Insekten-Pilz-Assoziationen kommt.

4.1 Fruchtkörper agaricoider Pilze als Mikrohabitat für Insekten

Damit Lebewesen stabile und fortdauernde Interaktionssysteme ausbilden, müssen die Organismen in ausreichendem Ausmaß sowohl räumlich als auch zeitlich in direkten Kontakt treten. Innerhalb der Interaktionssysteme zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen kommt den Pilzfruchtkörpern als stationäre Phase des Assoziationssystems eine bedeutende Rolle zu. Die Basidiome sind für die Insekten, die mobile Phase der Interaktion, die Orte der Ansiedlung und stellen somit die zu erringenden Mikrohabitate und wichtigen Ressourcen dar. Die Aussage von ANDREWARTHA und BIRCH (1954), daß zur effizienten Nutzung einer Ressource ein Organismus zur rechten Zeit am rechten Ort sein muß, trifft in besonderer Weise einen Kernpunkt der Pilz-Insekten-Interaktion, da agaricoide Pilzfruchtkörper sehr diskontinuierliche und kurzlebige Mikrohabitate sind. Um nähere Einsichten über die Strukturen des Interaktionssystems zwischen Insekten und Pilzen zu erlangen, war es insofern erforderlich, die Basidiome der Lamellenpilze hinsichtlich ihrer Ressourcenverfügbarkeit eingehender zu analysieren.

ATKINSON und SHORROCKS (1981), BEAVER (1977), GRIMALDI (1985), HANSKI (1987a) oder JAENIKE und SELANDER (1979) stellen in ihren Studien zur Analyse der Aggregation und Koexistenz in ephemeren fleckenartig verteilten Habitaten als herausragendes Kriterium der Assoziation zwischen Insekten und agaricoiden Pilzfruchtkörpern die Bedeutung der

zeitlichen und räumlichen Unvorhersehbarkeit der Fruchtkörperbildung und damit das unkalkulierbare Auftreten der Ressource heraus. Aufgrund der Kurzlebigkeit der Pilzfruchtkörper zählen die Autoren die Fruchtkörper der Lamellenpilze ebenso wie Tierkadaver, Früchte oder Dung zu den ephemeren Mikrohabitaten für Insekten. JAENIKE (1978) schätzt aus diesem Grund die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Eiablage von Insekten an den Basidiomen einer bestimmten ephemeren Pilzart als sehr gering ein. In der Populationsbiologie spielt die nicht vorhersehbare und nur kurze Verfügbarkeit der Lamellenpilzbasidiome eine bedeutende Rolle bei der theoretischen Modellentwicklung zur Koexistenz von Insektengilden (z.B. ATKINSON & SHORROCKS, 1981, 1984; BEAVER, 1977; HANSKI, 1983, 1987b; IVES 1988, 1991; SEVENSTER, 1996; SEVENSTER & VAN ALPHEN, 1996).

Im Gegensatz zu der Annahme einer zeitlich und räumlich nicht kalkulierbaren Fruktifikation der agaricoiden Pilze weisen WORTHEN und MCGUIRE (1990) darauf hin, daß Pilze bezüglich des räumlichen Gesichtspunktes durchaus eine Vorhersehbarkeit ihrer Fruchtkörperbildung aufweisen. Als Beispiele für ihre Annahme fügen die Autoren an, daß Mykorrhizapilze nur in Arealen vorkommen und fruktifizieren, in denen auch ihre Symbionten verbreitet sind. Ebenso würden sich saprobiontische oder parasitische Pilze gleichfalls nur an Orten mit geeigneten Bedingungen für ihr Myzelwachstum entwickeln. So ließ sich in den Studien der Autoren (WORTHEN & MCGUIRE, 1990) eine ausgeprägte räumlich kalkulierbare Fruktifikation bei den saprobiontischen Pilzarten der Gattungen *Armillaria*, *Pluteus* und *Tricholomopsis* festhalten. Darüber hinaus betonen die Autoren, daß die Pilzfruktifikation auch zeitlich erfaßbar ist, da die Fruchtkörperbildung vor Ort durch klimatische Bedingungen determiniert wird. Ähnliche Überlegungen äußerten bereits WILKINS und HARRIS (1946) und RICHARDSON (1970), indem sie anfügen, daß Regenfälle und Temperatur eine Zeitgeberfunktion hinsichtlich der zeitlichen Kalkulierbarkeit der Fruchtkörperbildung übernehmen.

Die oben zitierten Literaturmeinungen machen deutlich, daß es bislang zu keiner einheitlichen Einschätzung der Ressource Pilzfruchtkörper bezüglich ihrer Verfügbarkeit in einem möglichen Interaktionsgeschehen gekommen ist. Um diese Uneinheitlichkeit aufzuklären und zu einer eindeutigen Charakterisierung der in der vorliegenden Studie betrachteten Organismen zu kommen, wird zunächst eine detaillierte Analyse zu wesentlichen Eigenschaften der Pilzfruchtkörper vorgenommen. Diese Eigenschaften betreffen die Stetigkeit des Vorkommens der Fruchtkörper, den potentiellen Fruktifikationszeitraum, die Abundanz und die Art der Fruktifikation. Es wird angenommen, daß die Betrachtung dieser Qualitäten eine Einschätzung über die Verfügbarkeit der Ressource agaricoider Pilzfruchtkörper erlaubt. In den weitergehenden Überlegungen können so Eigenschaften der Habitatressourcen isoliert werden, die eine Ansiedlung der Insekten an den Pilzfruchtkörpern erleichtern beziehungsweise einer stabilen Interaktion im oben genannten Sinn entgegenstehen. Es wird gezeigt werden, daß unterschiedliche Pilzarten unterschiedlichen Fruktifikationstypen zuzuordnen sind und somit auch unterschiedliche Ressourcenqualitäten besitzen.

4.1.1 Potentieller Fruktifikationszeitraum

Die zeitliche Verfügbarkeit der Basidiome erstreckt sich in der vorliegenden Studie für die Pilzarten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* in einem Fruktifikationsintervall von Ende September bis Mitte November. Die beiden Arten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* verfügen hingegen mit den Monaten Mai bis Oktober, beziehungsweise Juli bis Oktober, über einen wesentlich breiteren potentiellen Fruktifikationszeitraum. Weiterhin verdeutlichen die gewonnenen Beobachtungen, daß im Jahresablauf in Abhängigkeit der Witterungsbedingungen artspezifische diskrete Zeitspannen vorhanden sind, in denen eine stärker ausgeprägte Fruchtkörperbildung zu beobachten ist. So fruktifizierte *Megacollybia platyphylla* insbesondere während der feuchtwarmen Perioden des Frühsommers mit auffällig hoher Abundanz, während die Fruchtkörperproduktion in den feuchten, jedoch kühleren Witterungsperioden des Herbstes zurückstand. Zusätzlich war zu beobachten, daß der potentielle Fruktifikationszeitraum der agaricoiden Pilze auch weiteren klimatischen Einflußfaktoren unterliegt. So führen Trockenperioden zu einer Zersplitterung des potentiellen Fruktifikationszeitraumes in unregelmäßige Fruktifikationsfenster und im Herbst frühzeitig einsetzender Frost kann eine Fruktifikationsperiode vorzeitig beenden. Das zeitliche Auftreten der Pilzfruchtkörper innerhalb des potentiellen Fruktifikationszeitraumes ist somit nicht exakt vorhersagbar. Allerdings ließ sich im Frühsommer besonders augenfällig bei *Megacollybia platyphylla* der von WILKINS und HARRIS (1946) und RICHARDSON (1970) angeführte Zusammenhang zwischen Regenfällen und aufkommenden Pilzfruchtkörpern bestätigen. Innerhalb des potentiellen Fruktifikationszeitraumes ließen sich in den Untersuchungsgebieten nach Regenfällen mit nachfolgend anhaltend, schwülwarmen und weitestgehend windarmen Tagen, in denen die Bodenstreu folglich nicht austrocknete, die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in größeren Anzahlen finden. Dabei können im Jahresverlauf in den einzelnen getrennt liegenden Fruktifikationsintervallen durchaus an einem lokalen Standort wiederholt Fruchtkörper auftreten. Die Kopplung der Klimafaktoren Feuchtigkeit und Temperatur läßt sich somit als ein gewisses Maß in einer Zeitgeberfunktion für eine zeitliche Determination der Fruchtkörperbildung in Betracht ziehen. Während die Kopplung der Klimafaktoren und der Fruktifikationsstärke bei *Megacollybia platyphylla* insbesondere im Frühsommer deutlich hervortrat, war sie bei *Marasmius alliaceus* geringer ausgeprägt und bei den im Herbst/Spätherbst fruktifizierenden *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. nochmals abgeschwächt. Ein Zusammentreffen zwischen Bodenfeuchte und höherer Temperatur hat somit speziell bei *Megacollybia platyphylla* einen positiven Einfluß auf die Fruchtkörperbildung. Da die in dieser Studie betrachteten austrocknungsempfindlichen Staphyliniden gleichfalls eine Präferenz für hohe Luftfeuchte und Temperaturen haben, ist in diesem Punkt eine erste positiv korrelierende Bindung zwischen der Pilzart *Megacollybia platyphylla* und den hier betrachteten Staphylinidenarten anzuführen. Den Faktoren Feuchtigkeit und Temperatur könnten somit Zeitgeberfunktionen zur Herbeiführung der notwendigen Synchronisation im Auftreten von Pilzfruchtkörper und Insekt zukommen.

4.1.2 Stetigkeit des Vorkommens der Pilzfruchtkörper

Gleichwohl die Datengrundlage der oben genannten Autoren WORTHEN und MCGUIRE (1990) lediglich auf zwei aufeinanderfolgenden Jahren (1986 und 1987) basiert und aus diesem Grund sicherlich keine verallgemeinernden Aussagen zur räumlichen Vorhersehbarkeit der Pilzfruktifikation getroffen werden können, weisen auch einige Ergebnisse der vorliegenden Studie in die von den Autoren vertretene Richtung. Es zeigt sich, daß die von einigen Autoren (siehe oben) sehr allgemein formulierte These einer räumlich nicht kalkulierbaren Pilzfruktifikation zu hinterfragen ist. Anhand der in der vorliegenden Arbeit vorhandenen Datengrundlage von drei beziehungsweise vier aufeinanderfolgenden Jahren (1997-2000) wird deutlich, daß die Basidiome von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* in vier von sechs Fällen in den aufeinanderfolgenden Jahren am selben Standort fruktifizierten (siehe Tabelle 9). Sie weisen somit über die Jahre hinweg eine hohe Standortstreue auf.

Ein anderer Sachverhalt ergibt sich jedoch für die Pilzart *Megacollybia platyphylla*. Hier zeigen die Ergebnisse eine minder ausgeprägte Standortstreue in der Fruktifikation (siehe Tabelle 10). Da diese Art jedoch gleichzeitig eine allgemeine und auch in den untersuchten Waldgebieten wesentlich größere Verbreitung aufweist, und überdies von WORTHEN und MCGUIRE (1990) ein Zusammenhang in der Beziehung zwischen der Struktur des Fruktifikationsortes und der Fruchtkörperproduktion angeführt wird, sollen die Ergebnisse der Fruktifikationsuntersuchung bei *Megacollybia platyphylla* hier näher betrachtet werden. Die Analyse der Fruktifikationsorte von *Megacollybia platyphylla* weisen sehr unterschiedliche Standortgegebenheiten auf. So war auf den Dauerbeobachtungsflächen 1, 4 und 7 ein hoher Vorrat von Totholz auffindbar, das sich in einem für den Abbau durch diese Pilzart günstigen Zustand befand. In diesen drei Probeflächen bestand das vorrätige Totholz aus dem leicht morschen Astholz des gesamten Kronenbereiches gestürzter Rotbuchen. Die Dauerbeobachtungsflächen 2, 5, 9 und 12 verfügten hingegen über geringere Anteile oder aber für *Megacollybia platyphylla* weniger geeignetes Totholz. Dabei wiesen letztgenannte Flächen als Totholzquelle zum Beispiel einen alten stark zersetzten Baumstubben, oder lediglich kleine Mengen an Buchenzweigen, oder aber Totholz in einem weit fortgeschrittenen Abbaustadium auf. Auf diesen Flächen wurden zwar in dem allgemein fruchtkörperreichen Jahr 1998 Basidiome von *Megacollybia platyphylla* gefunden, in den darauffolgenden Jahren konnten jedoch keine Fruchtkörper nachgewiesen werden. Die geringe aber auch hohe Standorttreue in der Fruktifikation von *Megacollybia platyphylla* auf den hier angeführten Beobachtungsflächen kann demnach auf die unterschiedliche Qualität und Quantität der Totholzquellen und somit auf die lokale Struktur der Fruktifikationsorte zurückgeführt werden.

Bei der weiteren Betrachtung zeigt sich überdies, daß auch mikroklimatische Faktoren die Dynamik der Fruchtkörperbildung beeinflussen. Im Vergleich der Dauerbeobachtungsflächen 1, 4 und 7 mit den Dauerbeobachtungsflächen 3 und 8 war ebenfalls eine deutlich divergierende Ausprägung der Pilzfruktifikation festzustellen. Da alle fünf Flächen eine vergleichbare Totholzressource besaßen, muß die Ursache für die unterschiedliche Fruchtkörperbildung auf diesen Flächen in anderen Faktoren gesucht werden. Während die Dauerbeobachtungsflächen 1, 4 und 7 durch das lückenlose Kronendach der umstehenden

Rotbuchen vollständig beschattet waren, fehlten auf den Flächen 3 und 8 diese Beschattung aufgrund des offenen Kronendaches, das durch hier gestürzte Rotbuchen hervorgerufen war. Dieser mikroklimatische Unterschied zu den anderen drei Flächen kann die ausbleibende Fruchtkörperbildung der Pilzart *Megacollybia platyphylla* in den trockeneren Jahren 1999 und 2000 erklären.

Gleichwohl RICHARDSON (1970) darauf hinweist, daß selbst bei einer wöchentlichen Begehung durchaus ein Viertel einer Pilzpopulation nicht beobachtet werden kann, so läßt sich dennoch mit der angewandten Methodik der Begehung aller Beobachtungsflächen zu einem definierten Zeitpunkt zweierlei festhalten: Zum einen wird eine artspezifisch geprägte zeitliche und räumliche Stabilität der Fruktifikation und somit auch eine relativ hohe artspezifische zeitliche und räumliche Vorhersehbarkeit der Fruchtkörperbildung bei den beiden Pilzarten *Pholiota aurivella*, und *Pholiota squarrosa* aufgezeigt. Auch *Megacollybia platyphylla* fruktifiziert an günstigen Standorten standorttreu. Es wird jedoch bei der Betrachtung ein weiterer Gesichtspunkt deutlich: Die Ausprägung der Pilzfruktifikation dieser Art steht in einem deutlichen Zusammenhang mit der kleinräumigen Disposition des Fruktifikationsortes. Diese Beobachtungen einer immer wieder über die Jahre hinweg auftretenden ortsgebundenen Fruktifikation, die jedoch in ihrer Ausprägung in einschneidendem Maße von Jahr zu Jahr Schwankungen unterliegen kann, bestätigen auch COTTER und BILLS (1985), für die Pilzart *Boletinus merulioides* (Schw.) Murr. Die Pilzarten *Marasmius alliaceus* und *Armillaria mellea* agg., für die keine genaueren Untersuchungen zur Fruktifikationsstetigkeit und zur Standorttreue vorgenommen wurden, lassen sich nach Abschätzung ihres Fruktifikationsverhalten wie folgt zuordnen: *Marasmius alliaceus* stimmt wohl mit dem langandauernden, in einzelne Fruktifikationsfenster zersplitterten potentiellen Fruktifikationszeitraum und mit seinen ökologischen Ansprüchen mit dem Fruktifikationstypus von *Megacollybia platyphylla* überein. *Armillaria mellea* agg. entspricht hingegen mit dem zeitlich engen, auf den Spätsommer/Herbst beschränkten potentiellen Fruktifikationszeitraum und mit einem zumeist an Baumstubben oder Stammanläufe gebundenen Fruktifikationsort dem Fruktifikationstypus von *Pholiota*.

4.1.3 Abundanz, Fruktifikationstypen

In der Diskussion zur Ressourcenverfügbarkeit der Basidiome von Lamellenpilzen als Mikrohabitat für Insekten wird häufig eine weitere Qualität der Pilzfruchtkörper unzureichend berücksichtigt. Die Verbreitung und somit auch die Verfügbarkeit der Fruchtkörper divergiert zwischen den Pilzarten innerhalb eines definierten Areals erheblich. Diese Unterschiede werden in der vorliegenden Studie durch die beschriebenen Beobachtungen der Fruktifikation bei den untersuchten Pilzarten aufgezeigt. Es wurde dargestellt, daß die Pilzarten *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* über mehrere Jahre hinweg am gleichen Ort und im Jahr innerhalb eines relativ engen Zeitfensters fruktifizierten. Diese zeitliche und räumliche Vorhersagbarkeit war jedoch verbunden mit einer geringen Verbreitung der Basidiome dieser Pilzarten in den betrachteten Untersuchungsgebieten: Die Fruchtkörper waren in den Waldgebieten Niddahänge und Schönbuche nur selten und im Waldgebiet Lahnberge gar

nicht zu finden. So wurde *Pholiota aurivella* in den Niddahängen lediglich in einem der 100m Quadranten und in drei solcher Quadranten im Waldgebiet Schönbuche fruktifizierend beobachtet. Fruchtkörper von *Pholiota squarrosa* wurden im Waldgebiet Lahnberge und Schönbuche nicht und in den Niddahängen auch lediglich in zwei 100m Quadranten vorgefunden. Der geringen Fruchtkörperabundanz der beiden *Pholiota*-Arten steht die hohe Verbreitung der Basidiome der Pilzarten *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* in den Waldgebieten entgegen. Beide Arten ließen sich mit hoher Fruchtkörperabundanz in zwei (*Marasmius alliaceus*) beziehungsweise in allen drei Untersuchungsgebieten (*Megacollybia platyphylla*) nachweisen. Beide Arten traten in sogenannten Fruchtkörperclustern mit geselliger und durchaus auch hoher Fruchtkörperproduktion auf. In den Naturwaldreservaten Niddahänge und Schönbuche fruktifizierten beide Pilzarten in zahlreichen der 100m Quadranten, wobei in einzelnen Quadranten durchaus mehrere Fruchtkörpercluster der Pilzarten angetroffen wurden. Die im Anhang in Abbildung A5 dargelegten 12 Dauerbeobachtungsflächen der Fruktifikationsstandorte von *Megacollybia platyphylla* im Waldgebiet Schönbuche dokumentieren in einem kleinen Ausschnitt die insgesamt hohe und teilweise lokal konzentrierte Verbreitung dieser Pilzart in den Untersuchungsflächen. Eine allgemeine weite Verbreitung von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in Deutschland bestätigen auch GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) und KRIEGLSTEINER (1991). So wird *Megacollybia platyphylla* von den Autoren als eine Pilzart beschrieben, die in Deutschland von der Ebene bis zur hochmontanen Stufe fast überall ziemlich bis sehr dicht verbreitet ist. Für *Marasmius alliaceus* notieren die Autoren in Deutschland eine weite, wenn auch recht lückige Verbreitung. Dabei wird im Verbreitungsatlas von KRIEGLSTEINER (1991) das offenkundige, nicht nur auf Kartierungslücken beruhende Fehlen von *Marasmius alliaceus* in der Nordeutschen Tiefebene auffällig. Das Verbreitungsareal von *Megacollybia platyphylla* erstreckt sich hingegen auch auf dieses Gebiet (KRIEGLSTEINER, 1991).

4.1.4 Stabilität vorhandener Pilzfruchtkörper (Alter, Tierfraß)

Während die räumliche Verfügbarkeit der Pilzfruchtkörper durch die Fruktifikationsweise und die Abundanz beschrieben werden kann, ist das Altersstadium eine weitere wichtige Beschaffenheit eines Pilzfruchtkörpers, dessen Bedeutung für die zeitliche Verfügbarkeit der Habitatressource der Insekten benannt werden muß.

Die Basidiome agaricoider Pilze weisen eine eng begrenzte Lebensdauer auf. So zeigt RICHARDSON (1970) selbst für größere Pilzarten, wie beispielsweise *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr., lediglich eine geschätzte Lebensdauer der Basidiome von 12 bis 20 Tagen. Für die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* wurden in dieser Studie einen Lebensdauer von etwa 14 Tagen verzeichnet (siehe Tabelle 11 und die Abbildungen 21 bis 23). Witterungsbedingungen können diesen Zeitraum je nach ihrer Ausprägung sowohl um weitere Tage verlängern aber auch verkürzen. Während dieser gesamten Fruktifikationsspanne durchläuft jedoch ein Pilzfruchtkörper verschiedene Entwicklungsstadien, die in dem Interaktionsgeschehen zwischen Pilzen und Insekten eine entscheidende Rolle spielen können. So stellen BENICK (1952), SCHEERPELTZ und HÖFLER

(1948) oder auch HACKMANN und MEINANDER (1979), die sich intensiv mit den Assoziationen von Käfern beziehungsweise von Dipteren mit Pilzen beschäftigten, die Bedeutung des Fruchtkörperalters für eine Insektenansiedlung heraus. Während SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) anhand ihrer aufgestellten Käfersukzessionsstadien sekundär fünf Alterungsstadien der Fruchtkörper unterscheiden, trennt BENICK (1952) vier Alterungsstadien. Als Unterscheidungskriterium der Altersstadien führt BENICK (1952) dabei die Bedeutung der altersabhängigen Sporenproduktion der Pilze an. In der vorliegenden Studie wurde der Prozeß der Fruchtkörperentwicklung lediglich in die drei Phasen Aufschirmphase, Optimalphase und Verfallsphase unterteilt. Mit dieser Einteilung findet die morphologische Ausprägung trennbarer Entwicklungsstadien der Basidiome und ebenfalls die damit korrelierte, sich verändernde Sporenproduktion Berücksichtigung. So leitet die beginnende Sporenproduktion die Optimalphase des Basidioms ein, während sich die Aufschirmphase neben dem äußeren Fruchtkörperhabitus durch ein noch nicht sporulierendes Hymenium kennzeichnet. In der Zerfallsphase treten schließlich Zersetzungsprozesse am Fruchtkörper auf, die wie in den Abbildungen 19 und 20 für *Armillaria mellea* agg.-Basidiome dargelegt, drastische Veränderungen in der Struktur und in den physiologischen Beschaffenheiten der Basidiome mit sich bringen.

Ein agaricoides Basidiom unterliegt demnach in der sehr kurzen Zeit seiner Präsenz einer markanten Entwicklungsdynamik, die das Mikrohabitat in seiner Qualität einschneidend verändert. Zur Einschätzung der zeitlichen Verfügbarkeit der Pilzfruchtkörper für die Interaktionspartner ist daher die zeitliche Dynamik dieses Entwicklungsgeschehens zu berücksichtigen und es ist in Betracht zu ziehen, daß die Basidiome nicht während ihrer gesamten Präsenz, sondern unter der Prämisse gleichbleibender Bedingungen lediglich in einem eingeschränkten Zeitrahmen zur Verfügung stehen. Zudem können Witterungseinflüsse wie Regenfälle oder Trockenheit in allen Entwicklungsphasen zu weiteren bedeutenden physiologischen Veränderungen und zu beschleunigtem Verfall der Basidiome führen. Die in Tabelle 28 angeführten Beispiele in der Zuordnung der Alterskategorien und zur Besiedlungsentwicklung der *Gyrophana*-Arten an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* veranschaulichen, daß die Basidiome dieser Pilzart innerhalb von nur wenigen Tagen die verschiedenen differenzierten Entwicklungsstadien eines Pilzfruchtkörpers durchlaufen, und daß die Käfer deutlich auf diese verschiedenen Altersphasen reagieren.

Es ist bemerkenswert, daß WORTHEN und MCGUIRE (1990) die Bedeutung dieser individuellen Zeitkomponente des Alterungsprozesses, mit denen sich maßgebliche Veränderungen am Basidiom einstellen, in ihrer Diskussion zur Ressourcenverfügbarkeit und Vorhersehbarkeit von agaricoiden Pilzfruchtkörpern für Insekten nicht miteinbeziehen. In der späteren Analyse über das Besiedlungsverhalten der Insekten wird nochmals deutlich, daß die Altersqualität des Fruchtkörpers sich deutlich in den Besiedlungsverhältnissen der Käfer an den Basidiomen widerspiegelt. Durch die erheblichen und raschen Veränderungen im Alterungsprozeß ist ein agaricoider Pilzfruchtkörper in seiner Berechenbarkeit als geeignete Habitatressource für Insekten somit weiter zeitlich eingeschränkt.

Ein weiterer Punkt, der die Ressourcenverfügbarkeit der Basidiome als Mikrohabitate für Insekten beeinflusst, wurde in bisherigen Arbeiten über die Verfügbarkeit der agaricoiden Basidiome ebenfalls selten berücksichtigt. Es handelt sich dabei um die durch Tierfraß, Sammlung oder andere Umstände hervorgerufene Entfernung oder Zerstörung der Basidiome. Während der Begehungen der Untersuchungsgebiete wurde beobachtet, daß Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* durch Wildschweine (*Sus scrofa* L.) infolge ihrer bodenaufwühlenden Nahrungssuche weggerissen und beschädigt waren. In diesem Zusammenhang gewinnt wiederum die kleinräumige Struktur des Fruktifikationsstandortes an Bedeutung, denn auf einer offenen Fläche sind die Pilzfruchtkörper ungeschützt als beispielsweise in einem Verhau aus Totholz (siehe Abbildung 27). Neben den oben genannten unspezifischen Zerstörungen der Fruchtkörper wurde oftmals ein gezielter Tierverbiß festgestellt. Die Abbildung 24 demonstriert in anschaulicher Weise, daß durch Tierverbiß –Trittsuren in unmittelbarer Nähe ließen auf Rehe (*Capreolus capreolus* L.) schließen - durchaus auch größere Mengen der oftmals gesellig wachsenden *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper als potentielle Mikrohabitate für Insekten verloren gehen können. Diese offensichtlich gezielte Nahrungsaufnahme von Pilzfruchtkörpern einer Pilzart durch Säugetiere macht eine zusätzliche Gefährdungsquelle für die Interaktionssysteme deutlich. Sofern die Fruchtkörper mit Insekten besiedelt sind, gehen nicht nur potentielle Mikrohabitate durch Großsäugerfraß verloren, sondern es kann, wie bei *Marasmius alliaceus* eine ganze Teilpopulation basidiombesiedelnder Insekten mit dem Abbeißen und Verschlingen des Fruchtkörperhutes schlagartig ausgelöscht werden. In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, daß auch der Mensch durch das Sammeln von Pilzfruchtkörpern nicht nur das Ausbreitungspotential gerade seltener Pilzarten einschränken kann, sondern darüber hinaus auch potentielle Mikrohabitate für pilzfruchtkörperassoziierte Insekten zerstören kann. Sind diese Insekten selten, oder weisen die Insekten eine hohe Bindungsspezifität zu seltenen oder selten gewordenen Pilzgruppen beziehungsweise Pilzarten oder aber zu Pilzarten seltener oder selten gewordener Biotope auf, so sind diese Tiere in der Konsequenz besonders gefährdet.

Auch die durch Niedere Tiere erfolgende Nahrungsnutzung der Pilzfruchtkörper stellt einen zu beachtenden Faktor im Hinblick auf die Verfügbarkeit der potentiellen Mikrohabitate dar. So findet sich oftmals - besonders anschaulich bei Basidiomen der Pilzart *Russula cyanoxantha* beobachtbar - ein durch Schnecken hervorgerufener Kahlfraß der gesamten Pilzlamellen und von Teilen der Huttrama. Auch der Fraß der sich bei feuchter Herbstwitterung explosiv in den Pilzfruchtkörpern vermehrenden Collembolen *Hypogastrura armata* (Nicolet) kann zu erheblichen Schäden zunächst vor allem im Hymenium und später an der gesamten Hutstruktur der Basidiome führen. Dipteralarven, die sich das innere Stielplektenchym fressend vom unteren Stielbereich langsam zum Fruchtkörperhut bewegen, können den Fruchtkörperstiel aushöhlen und dadurch ein vorzeitiges Abknicken des Fruchtkörperhutes hervorrufen, während sie sich davon unbehelligt nun von der Huttrama ernähren. Bei Pilzarten wie *Megacollybia platyphylla*, deren Fruchtkörper unter ausgeprägt feuchten Witterungsbedingungen dazu neigen, aufgrund hoher Wassereinlagerung in die

Hyphen schwammig und somit leichter anfällig zu werden, kann ein derartiger Fraßschaden einen beschleunigten Verfall der Basidiome nach sich ziehen.

4.1.5 Sind die Basidiome agaricoider Pilze nicht kalkulierbare ephemere Mikrohabitate für Insekten?

Nachfolgend sollen die wesentlichen Eigenschaften der betrachteten Pilzfruchtkörper nochmals zusammenfassend analysiert und genannte Unterschiede zwischen den Pilzarten herausgehoben werden. Aus dieser Betrachtung resultiert eine Einschätzung der untersuchten Pilzarten bezüglich ihrer Verfügbarkeit als Mikrohabitate für Insekten.

Es läßt sich zusammenfassend festhalten, daß die Basidiome agaricoider Pilze im Hinblick auf ihre Verfügbarkeit als Mikrohabitate von Insekten in der Literatur unterschiedlich beurteilt werden (siehe z.B. BEAVER, 1977; ATKINSON & SHORROCKS, 1981,1984; HANSKI, 1983, 1987b; IVES 1988, 1991; SEVENSTER, 1996; SEVENSTER & VAN ALPHEN, 1996, jedoch im Widerspruch hierzu WORTHEN & MCGUIRE, 1990). Gleichwohl die Pilze zur Modellentwicklung der Populationsdynamik in ephemeren nicht vorhersehbaren Mikrohabitaten herangezogen wurden (ATKINSON & SHORROCKS, 1981,1984; HANSKI, 1983, 1987b) verdeutlichen Ergebnisse der vorliegenden Studie, daß die Basidiome der agaricoiden Pilze für Insekten nicht generalisierend als Habitatressource mit unvorhersehbarem räumlichen und zeitlichen Auftreten zu bezeichnen sind. Vielmehr lassen sich hinsichtlich dieses Aspektes deutliche artspezifische Unterschiede feststellen.

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten *Pholiota*-Arten weisen zwar über Jahre hinweg eine orts- und mehr oder weniger zeitgebundene stetige Fruchtkörperbildung auf, sie sind jedoch gleichzeitig aufgrund ihrer seltenen und lediglich punktuellen Verbreitung in einem Gebiet in der Ressourcenverfügbarkeit für Insekten deutlich eingeschränkt. Auf der anderen Seite stehen die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Zwar ließ sich auch für *Megacollybia platyphylla* unter geeigneten standörtlichen und mikroklimatischen Bedingungen eine relative ortsgebundene Fruktifikationsstetigkeit festhalten. Im Vergleich zu den *Pholiota*-Arten jedoch waren bei der Basidiombildung von *Megacollybia platyphylla* deutliche Schwankungen in dieser Ortsgebundenheit bemerkbar. Durch eine ausgeprägte Fruchtkörperproduktion bei gleichzeitig hoher Fruchtkörperabundanz im Gebiet wird jedoch die Ressourcenverfügbarkeit wieder deutlich aufgewertet. Ähnliches gilt wohl auch für die Pilzart *Marasmius alliaceus*.

Diese artspezifischen Unterschiede ließen sich auch hinsichtlich des zeitlichen Fruktifikationsverhaltens nachweisen. Viele Pilzarten, in der vorliegenden Studie durch die zwei Arten der Gattungen *Pholiota* repräsentiert, verfügen mit den Monaten September, Oktober und Teile des Novembers über einen kurzen und klar umrissenen potentiellen Fruktifikationszeitraum. Die in diesem Zeitintervall vorherrschenden herbstlichen Klimabedingungen überlagern in der Regel die für die Fruktifikation von Pilzen allgemein ungünstigen Bedingungen wie anhaltende Trockenperioden, so daß die Fruchtkörpergenese innerhalb des definierten Zeitraumes zeitlich lediglich in Nuancen wandert. Eine mehrmalige

Fruchtifikationsfolge am gleichen Standort in einem Jahr unterbleibt. Hingegen verfügen andere Pilzarten, wie in dieser Studie für *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* gezeigt, über einen außerordentlich langen potentiellen Fruchtifikationszeitraum. Dieser Zeitraum jedoch wird durch Zeitintervalle mit für eine Fruchtkörperbildung ungünstigen klimatischen Bedingungen (Kälteeinbrüche, Trockenperioden) durchschnitten. Die hohe Variabilität des Witterungsgeschehens innerhalb des langen potentiellen Fruchtifikationsintervalls schränkt eine Vorhersehbarkeit in der Fruchtkörperbildung somit wiederum deutlich ein. Innerhalb des potentiellen Fruchtifikationszeitraumes könnten jedoch Zeitspannen mit feuchtwarmer Witterung eine Taktgeberfunktion für das Zustandekommen der hier behandelten Insekten-Pilz-Interaktionssysteme übernehmen, da in diesen Phasen das Auftreten von Pilzfruchtkörpern erhöht ist und auch die austrocknungsempfindlichen Insektenarten nun gute Lebensbedingungen vorfinden.

Durch das Zusammentreten der räumlichen (Abundanz und Stetigkeit) und zeitlichen Komponente (potentieller und realer Fruchtifikationszeitraum) wird die Vorhersehbarkeit der Fruchtkörperbildung bei agaricoiden Pilzen erheblich beeinflusst. Die von einigen Autoren vorgenommene Verallgemeinerung einer sehr geringen Vorhersehbarkeit in der Fruchtifikation agaricoider und boletoider Pilzfruchtkörper scheint jedoch aufgrund der artspezifischen Unterschiede nicht gerechtfertigt. In dieser Untersuchung wurden zwei gegenüberstehende Typen der Fruchtifikation herausgearbeitet. Dabei handelt es sich auf der einen Seite um den *Pholiota*-Typus und auf der anderen Seite um den *Megacollybia platyphylla*-Typus. In Abbildung 69 sind schematisch die Zeit-Raum-Muster der zwei betrachteten Fruchtifikationstypen agaricoider Pilze dargestellt.

Der *Pholiota*-Typus kennzeichnet sich durch einen begrenzten potentiellen Fruchtifikationszeitraum, der die Monate September bis November umfaßt. Innerhalb dieses Zeitraumes schwankt das Fruchtifikationsintervall (gelber Kasten), in dem Fruchtkörper der Pilze im Areal auftreten, witterungsabhängig in begrenztem Maß. Im Areal (blaue Fläche, 500mx400m) existieren nur wenige Fruchtifikationsorte (gelben Kreisfläche, zur übersichtlicheren Darstellung nicht maßstabsgerecht eingezeichnet) mit einer in den aufeinanderfolgenden Jahren recht steigen Fruchtkörperbildung (blaue, grüne und gelbe Kreisflächen). Eine wiederholte Fruchtkörperbildung innerhalb eines Jahres am gleichen Standort erfolgt jedoch nicht (im Schema nicht dargestellt).

Der *Megacollybia*-Typus ist charakterisiert durch einen vielmonatigen potentiellen Fruchtifikationszeitraum (Mai bis Oktober), der jedoch witterungsbedingt in einzelne distinkte, Fruchtifikationsfenster (graue Kästen) aufgelöst ist, die sich in aufeinanderfolgenden Jahren sehr variabel verteilen. In einem Areal sind vielzählige Fruchtifikationsorte (graue Kreisflächen, zur übersichtlicheren Darstellung nicht maßstabsgerecht eingezeichnet) mit sehr differenzierter standortabhängiger Fruchtifikationsstetigkeit (Verteilung der blauen, grünen und gelben Kreisflächen) zu finden. Im Jahresablauf kann an einem Standort aufgrund der gestückelten Fruchtifikationsintervalle durchaus mehrmalige Fruchtkörperbildung beobachtet werden (im Schema nicht dargestellt).

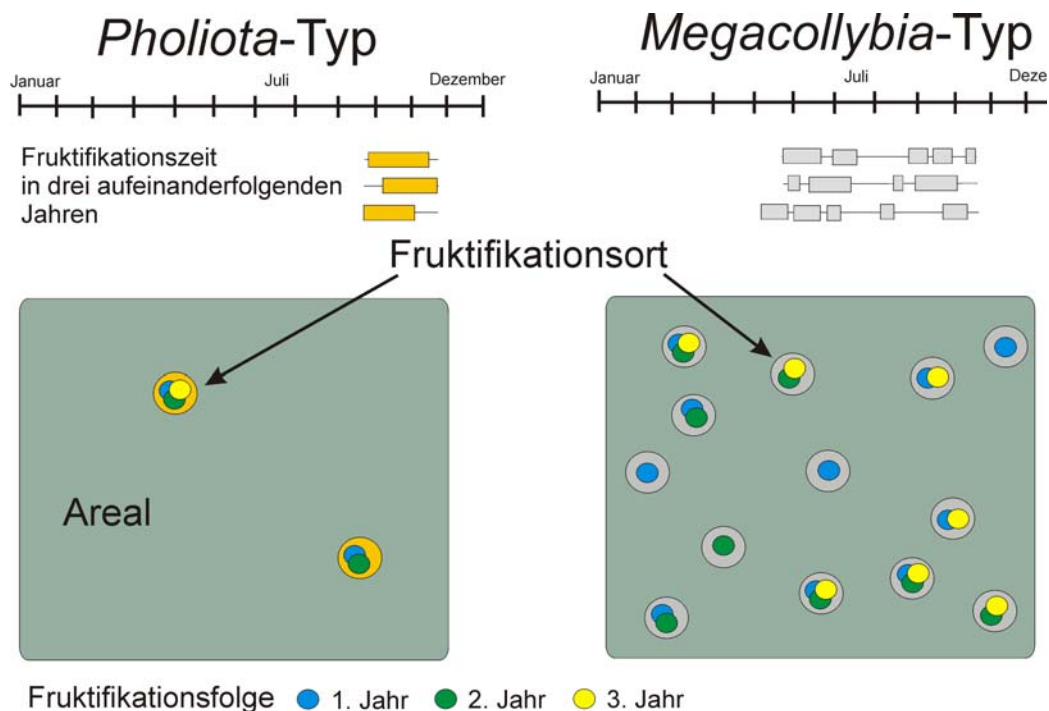


Abbildung 69: Schematischer Vergleich der Variabilität der zeitlichen und räumlichen Fruktifikation agaricoider Pilze anhand der Fruktifikationstypen *Pholiota* und *Megacollybia*. Arealgröße 500mx400m. Die Fruktifikationsorte sind zur übersichtlicheren Darstellung nicht maßstabsgerecht eingezeichnet. Größe eines *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörperclusters umfaßt eine Kreisfläche mit 10m Durchmesser. Weitere Erläuterungen im Text.

Bei der Beurteilung der Fruchtkörperverfügbarkeit agaricoider Basidiome für Insekten gilt es diese typisierenden Unterschiede im Fruktifikationsverhalten zu beachten. Trotz der aufgezeigten Unterschiede bleiben jedoch die Basidiome der agaricoiden Pilze insgesamt eine eher wenig kalkulierbare Habitatressource. Vorteile des einen Fruktifikationstypus, die eine Vorhersagefähigkeit der Fruchtkörperbildung erhöhen, werden jeweils durch anderweitige Nachteile im Fruktifikationsverhalten wieder aufgehoben. Feuchtwarme Witterungsperioden können einen wichtigen Synchronisationsmotor zur Etablierung der Assoziationen zwischen Insekten und den ephemeren Basidiomen agaricoider und boletoider Pilzarten stellen.

Überdies beeinflussen die vier weiteren Faktoren, die lokale Standortbeschaffenheit, das Mikroklima, der Alterszustand und eine Fraßschädigung, die Qualität und die Berechenbarkeit des Mikrohabitats eines agaricoiden Basidioms für Insekten erheblich. Derartige Faktoren können die Fruchtkörperpräsenz der unterschiedlichen Fruktifikationstypen selektiv beeinflussen. So sind die Fruchtkörper agaricoider Pilze beispielsweise im unterschiedlichen Maß vom Fraß durch Dipteralarven oder Säuger betroffen. Als hervorzuhebenden artspezifischen Einflußfaktor sei hier bei *Marasmius alliaceus* nochmals an den in Abbildung 24 aufgezeigten dramatischen Fraßschaden erinnert.

Die aufgezeigte Variabilität in der Pilzfruktifikation zwischen den Arten läßt, sofern es sich bei den Insekten nicht ausnahmslos um Generalisten handelt, postulieren, daß innerhalb der Insekten-Pilz-Interaktionssysteme die heterogene Ressourcenverfügbarkeit des Mikrohabitats zu divergierenden Assoziationsstrukturen und Interaktionselementen führt. Es bleibt somit festzuhalten, daß die Assoziationen zwischen Insekten und den Basidiomen agaricoider Pilze ein wertvolles System darstellt, um dynamische Prozesse in Tierpopulationen in ephemeren inselartig gestreuten Mikrohabitaten zu analysieren. Die Basidiome der agaricoiden Pilze generalisierend als nicht zeitlich und räumlich kalkulierbare Mikrohabitate einzustufen (siehe z.B. BEAVER, 1977; ATKINSON & SHORROCKS, 1981, 1984; HANSKI, 1983, 1987b; IVES 1988, 1991; SEVENSTER, 1996; SEVENSTER & VAN ALPHEN, 1996), wird jedoch den vielfältigen Unterschieden in den Fruktifikationsstrukturen der agaricoiden Pilze nicht gerecht. Die generalisierenden Betrachtungen lassen lediglich in einer groben Skalierung nähere Erkenntnisse über die hier behandelten Insekten-Pilz-Assoziationen erzielen. Für eine genaue Analyse der Assoziationsstrukturen sind jedoch tiefergreifende Betrachtungen notwendig und es muß eine artbezogene Berücksichtigung der spezifischen Gegebenheiten des Mikrohabitats „Pilzfruchtkörper“ erfolgen. Die in der vorliegenden Arbeit vorgenommene Klassifizierung unterschiedlicher Fruktifikationstypen bietet einen Weg zur besseren Einschätzung der unterschiedlichen Verfügbarkeit der ephemeren Mikrohabitate agaricoider Basidiome.

Die nachfolgenden detaillierten Untersuchungen der Käfer-Pilz-Interaktionen beschränken sich auf den *Megacollybia platyphylla*-Typus. Diese Betrachtungen erfolgen nun vor dem Hintergrund der oben beschriebenen spezifischen Raum-Zeit-Verfügbarkeitscharakteristika dieses Typus.

4.2 Das Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem

Unter den nachfolgenden Punkten wird zunächst die allgemeine Käferbesiedlung an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* betrachtet. Es wird ein Vergleich der in der vorliegenden Studie vorgefundenen Käferfauna mit den in der Literatur angegebenen Daten vorgenommen. In den weiteren Punkten werden dann die verschiedenen in dieser Studie untersuchten Parameter in ihrem Einfluß und ihrer Bedeutung für die Insektenbesiedlung an den Basidiomen eingehend beleuchtet. Dabei findet eine Beschränkung der Betrachtung auf die vier dominanten Käferarten (*G. gentilis*, *G. joyioides*, *G. affinis*, *O. alternans*) statt.

4.2.1 Allgemeine Käferbesiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome

Aufgrund der sich hauptsächlich am Wettergeschehen orientierten Exkursionsauswahl ergab sich die heterogene Exkursionszahl für die beiden Zeitkategorien „früh“ versus „spät“ (siehe Tabelle 12). Da ferner die Fruchtkörperproduktion sowohl zum jeweiligen Exkursionszeitpunkt als auch in den Waldgebieten hohe Schwankungen aufwies, wird die

divergierende Anzahl der Fruchtkörpersammlungen leicht erklärbar. Die bei agaricoiden Pilzen variable und von vielen Faktoren beeinflusste (siehe oben) Fruchtkörperproduktion erschwert die vergleichende Analyse der Interaktionsstrukturen zwischen Insekten und den Basidiomen in hohem Maß. Es ist zu vermuten, daß diese Umstände ein Grund dafür sind, warum die bis heute existierenden Arbeiten zu Insekten-Pilz-Interaktionssystemen sich in der Hauptsache auf die Erstellung von Artenlisten der an den Pilzfruchtkörpern aufgefundenen Insekten beschränken (siehe z.B. für Coleoptera: BENICK, 1952; EISFELDER 1961, 1963; SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948, RUSCH, 1990; für Diptera: BUXTON, 1960; EISFELDER, 1954, 1955a, 1955b; 1956, 1957; HACKMANN & MEINANDER 1979, PLASSMANN, 1971). Die gleiche Problematik ist wohl auch die Ursache dafür, daß die meisten Studien über Interaktionen zwischen Insekten und Fruchtkörpern von Makromyzeten an den ausdauernden, oftmals mehrjährigen konsolenförmigen Porlingen durchgeführt wurden (z.B. DONISTHORPE, 1931, 1935; KLIMASZEWSKI & PECK, 1987; PIELOU, 1966; PIELOU & MATTHEWMAN, 1966; PIELOU & VERMA 1968). Die im Rahmen der vorliegenden Studie angestrebte Dokumentation der Assoziationen zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen stellt somit im Gesamtsystem der Assoziationen zwischen Insekten und Makromyzetenfruchtkörpern noch weitestgehend Neuland dar. Trotz der Problematik einer nicht im zeitlichen Ablauf exakt planbaren und somit auch nicht homogen durchführbaren Fruchtkörperaufsammlung wurde mit der vorliegenden Studie erstmals der Versuch unternommen, die sich aus den Aufsammlungen ergebende Datengrundlage hinsichtlich einzelner auf das Interaktionssystem einwirkender Strukturelemente analytisch auszuwerten.

Die Auswertung der insgesamt 212 untersuchten Basidiome von *Megacollybia platyphylla* hinsichtlich einer Käferbesiedlung von mindestens einem Käfer am Fruchtkörper, erbrachte einen Besiedlungswert von 62 Prozent (Abbildung 31). Die in Tabelle 13 aufgezeigten, zum Teil sehr hohen Individuenzahlen einzelner Käferarten und die insgesamt 39 Käferarten und Käfergruppen pointieren den Stellenwert der Basidiome dieser Pilzart für Koleopteren. Diese zentrale Rolle der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome als Mikrohabitat für Käferarten wird auch durch die Arten- und Individuenzahlen in den Arbeiten von BENICK (1952) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) unterstrichen. Es läßt sich somit festhalten, daß die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* einen exponierten Platz als Mikrohabitat für ephemere agaricoide Pilzfruchtkörper besiedelnde Käfer einnehmen.

4.2.1.1 Besiedlungsvariabilität der Käferarten an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

An den 212 untersuchten Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* wurden 39 Käferarten beziehungsweise Käfergruppen festgestellt (siehe Tabelle 13). Mit 30 Käferarten oder Gattungsgruppen waren an den Fruchtkörpern die Staphylinidae (Kurzflügelkäfer) die artenreichste Käferfamilie. In den Abbildungen 70 bis 72 sind drei (*G. joyioides*, *G. gentilis* und *O. alternans*) der vier Kurzflügelkäferart dargestellt, die in dieser Untersuchung an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* die höchsten Dominanz- und Besiedlungskonstanzwerte erreichten. *G. affinis*, eine *Gyrophæna*-Art, die sich gegenüber *G. joyioides* und *G. gentilis* durch verlängerte Antennensegmente kennzeichnet, ansonsten aber

den beiden in Abbildung 70 und 71 aufgeführten *Gyrophæna*-Arten sehr ähnelt, wurde nicht extra aufgeführt. Bei den vier Käferarten handelt es sich um nur 2-3,5mm große, unscheinbar schwarz und rötlichbraun gefärbte, dorsoventral abgeflachte Käfer aus der Unterfamilie der Aleocharinae und dem Tribus der Gyrophænini und Oxypodini. Die hohe Artenähnlichkeit im



Abbildung 70: männliches Imago von *G. joyioides*, Körperlänge: 2,0mm.



Abbildung 71: männliches Imago von *G. gentilis*, Körperlänge: 2,2mm.



Abbildung 72: Imago von *O. alternans*, Körperlänge: 3,2mm.

Tribus der Gyrophænini wird auch von LOHSE (1974a) herausgestellt. Markante artdifferenzierende Unterschiede zwischen den Arten sind lediglich bei den männlichen Käfern in der Gestalt der Genitalien und in einer artspezifischen Struktur auf den fünften und sechsten vollständigen Tergiten zu finden. Aufgrund ihrer Größe und ihrer Körperform sind die Käfer an das Durchschlüpfen von schmalsten Zwischenräumen, wie sie beispielsweise durch die gegenüberliegenden Pilzlamellen des Fruchtkörperhutes gebildet werden, angepaßt.

BENICK (1952) beobachtete in seinen Untersuchungen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* mit 36 Käferarten eine dieser Studie vergleichbare Artenzahl. SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) wiesen bei 15 besiedelten Fruchtkörperaufsammlungen von *Megacollybia platyphylla* 21 Staphylinidae-Arten nach. Während BENICK (1952) in seiner Studie lediglich die Käferarten auflistet und keine detaillierten Aussagen über die Besiedlungskonstanz und zur Verteilungen der Individuenzahlen der einzelnen Käferarten anführt, finden sich diesbezüglich genauere Angaben bei SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948). Anhand des Vergleiches der drei Artenlisten können nun einige Punkte zur Käferbesiedlung herausgestellt werden. Nach der von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) nach Hesse (1924) übernommenen Einteilung lassen sich die Käferarten in ihrem Vorkommen (Individuenzahl und Konstanz) und somit nach ihrer Bindung an die Makromyzetenfruchtkörper in drei verschiedene Hauptgruppen (Myzetoxene, Myzetophile, Myzetobionte) einteilen.

4.2.1.1.1 Myzetoxene

Als Zufallsgäste, oder Myzetoxene, werden die Käferarten zusammengefaßt, die an den Pilzfruchtkörpern sowohl in geringer Individuenzahl als auch mit geringer Besiedlungskonstanz vertreten waren. In der vorliegenden Studie sind dieser Gruppe die Käferarten zuzurechnen,

die mit auffallend geringen Dominanz- und Konstanzwerten die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome besiedelten und die aufgrund ihrer Lebensweise keine nähere Bindung zu agaricoiden Pilzfruchtkörpern besitzen. In dieser Studie sind beispielsweise die Käferarten *Trechus* sp., *Nargus velox* oder *Sclerophaedon orbicularis* dieser Gruppe zuzuordnen (siehe Tabelle 13).

4.2.1.1.2 Myzetophile

Die zweite Gruppe, die Myzetophile, nehmen diejenigen Käfer ein, die mit höheren Individuenzahlen, jedoch mit geringer Besiedlungskonstanz an den Pilzfruchtkörpern vorkommen. Dieser Gruppe sind in der vorliegenden Untersuchung die Arten *Atheta crassicornis*, *Atheta pittionii*, *Atheta sodalis*, *Atheta subtilis* und *Bolitobius lunulatus* einzugliedern (siehe Tabelle 13). Die in der vorliegenden Studie auffallende Basidiombesiedlung mit Arten der Gattung *Atheta* an witterungsbedingt stärker faulenden Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* kann als *Atheta*-Phase beschrieben werden. Nach SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) ist eine *Atheta*-Phase besiedlungskennzeichnend für den Faulzustand von Makromyzetenfruchtkörpern, tritt jedoch an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* nach Meinung der Autoren nicht auf, da diese Fruchtkörper nur eine geringe Tendenzen haben, in Fäulnis überzugehen. Auch wenn die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome gewöhnlich keine so prägende Fäulnisphase aufweisen, wie sie beispielsweise für die Fruchtkörper von *Armillaria mellea* agg. (siehe Abbildung 20) und *Pholiota aurivella* oder *Pholiota squarrosa* charakteristisch ist, so waren doch in der vorliegenden Studie vereinzelt Fruchtkörper infolge anhaltend feuchter Witterung durchaus von stärkerer Fäulnis betroffen.

Die Insekten dieser Gruppe der Myzetophilen geben durch ihre außergewöhnlich ungleichmäßige Basidiombesiedlung einen Hinweis darauf, daß sich unterschiedliche Struktureigenschaften an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* offensichtlich in der Käferbesiedlung auswirken. Wie im vorangehenden Abschnitt aufgezeigt, sind als Auslöser für diese Strukturveränderungen des Fruchtkörpers Faktoren wie Witterungsperioden, Mikroklima, Standortsstruktur und Entwicklungszustand maßgeblich. Der Fruchtkörperzustand hat wiederum große Bedeutung für die Nahrungsqualität, die das Basidiom den fruchtkörperbesiedelnden Insekten entgegenbringt. So ist anzunehmen, daß ein Kriterium für die Basidiombesiedlung durch die mykophagen Käfer die aktuelle Basidiosporenproduktion ist, während bei zoophagen und saprophagen Käfern eine Basidiombesiedlung mit Beutetieren, wie beispielsweise anderen Käfern, Dipteralarven oder Collembolen, sowie der Zersetzungsgrad der Fruchtkörper eine ausschlaggebende Rolle spielt. Durch die Alterungsprozesse des Basidioms und durch die von äußeren Einflußfaktoren hervorgerufenen, variablen Fruchtkörperzustände wird das zunächst augenscheinlich einfache Mikrohabitatssystem eines agaricoiden Pilzfruchtkörpers zu einem multimodalen System, das den Insekten in Abhängigkeit ihrer primären Nutzungsform zahlreiche Ressourcen stellen kann. Zoophag und saprophag eingestufte *Atheta*-Arten können in den alten und faulenden Basidiomen Collembolen, Käferlarven oder auch die nun ausgewachsenen sich nur träge bewegenden Dipteralarven erbeuten, oder aber die

faulenden Fruchtkörper direkt als Nahrung nutzen. Auch die Besiedlungsstruktur von *Bolitobius lunulatus* bestätigt gleichfalls, daß ein Fruchtkörperzustand unter gewissen Bedingungen das Vorkommen von Käfern maßgeblich prägt. Die 45 Individuen des räuberisch lebenden *Bolitobius lunulatus* wurden lediglich an neun Basidiomen nachgewiesen. Dabei wurden diese Prädatoren vor allem an Basidiomen der dritten Alterskategorie angetroffen, in denen sich in auffällig hoher Zahl große Dipteralarven (Tipulidae) entwickelten.

Es ist anzuführen, daß eine exakte Zuordnung der Käfer zu einer alleinigen Ernährungsform bei den fakultativ die Pilzfruchtkörper besiedelnden Myzetophilen nicht immer möglich ist und Literaturangaben zur Art der Ernährung immer wieder ungenau und unvollständig sind. Dieser Sachverhalt wird insbesondere bei den fruchtkörperassoziierten *Atheta*-Arten auffällig (siehe Punkt 3.5.4). Diese Käferarten werden vielfach einzig als Prädatoren oder Saprophage dargestellt (z.B. BENICK & LOHSE, 1974; RAUH, 1993). SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) spekulieren, daß die Pilz-Atheten Substratfresser sein könnten, die sich vornehmlich von der obersten Hymeniumschicht ernähren könnten. Die Autoren führen jedoch an, daß insgesamt die Lebensweise und die Entwicklungsstadien dieser Aktenzeichen Käfergruppe noch tief im Dunkeln liegt. Bei der im Rahmen dieser Studie vorgenommenen Untersuchung des Hinterdarms von an stark zersetzten *Pholiota*-Fruchtkörpern siedelnden Käfern dieser Gattungsgruppe waren jedoch neben unverdaulichen Kutikularresten von Dipteralarven und Collembolen auch pilzliche Materialien wie Hefen und Konidiophoren Imperfekter Pilze sowie in großen Mengen Basidiosporen zu finden. Auch wenn diese im Hinterdarm befindlichen Basidiosporen größtenteils äußerlich unbeschadet erschienen, so ist eine zusätzliche mykophage-sporophage Ernährungsweise auch bei diesen Käferarten nicht auszuschließen.

4.2.1.1.3 Myzetobionten und Charakterarten

Die dritte Gruppe bilden die Myzetobionten. Dieser Gruppe sind in dieser Studie die *Gyrophaena*-Arten, hier insbesondere *G. joyioides*, *G. gentilis* und *G. affinis* und zudem *O. alternans* einzugliedern. Diese Käferartengruppe kennzeichnete sich sowohl durch eine hohe Dominanz als auch durch eine erhöhte Besiedlungskonstanz an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen (siehe Abbildungen 32 und 33). Käfer dieser Gruppe wurden an Basidiomen der Optimalphase aber auch noch in der frühen Verfallsphase angetroffen. In beiden Entwicklungsabschnitten war für den Zustand der besiedelten Basidiome ein hoher Basidiosporenvorrat auf der Basidienschicht kennzeichnend, der sich bei lichtmikroskopischer Untersuchung des Hymeniums abzeichnete. Hingegen wurden Fruchtkörper der dritten Alterskategorie, die infolge anhaltend nasser Witterungsbedingungen und zusätzlichem sekundären Befall mit Mikroorganismen faulend vergingen und dann auch die dieses Stadium typisierende *Atheta*-Phase zeigten, von der aus den vier Käferarten bestehenden Käfergruppe eindeutig gemieden. Gleichwohl die unter Punkt 3.2.1.3.2.3 angeführte Analyse der Besiedlungsverhältnisse im Vergleich zwischen der zweiten und dritten Alterskategorie lediglich bei *O. alternans* eine Tendenz dahingehend zeigte, daß die Fruchtkörper der

Optimalphase eher besiedelt waren, so war die ausbleibende Besiedlung der oben angeführten stark faulenden Pilzfruchtkörper durch die vier Arten bei den Fruchtkörperaufsammlungen doch offensichtlich. Eine quantitative Untersuchung der verschiedenen Verfallsphase der Fruchtkörper, die eine hinsichtlich der betrachteten Käferbesiedlung festgestellte Auftrennung zwischen „alten“ und „altersfaulenden“ Fruchtkörpern hätte dokumentieren können, war jedoch aufgrund unzureichender Funde, die tatsächlich beide Basidiomstadien nachvollziehbar voneinander trennen, nicht zu realisieren. Der bereits von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) angeführte Befund, daß *Megacollybia platyphylla*-Basidiome in der Verfallsphase ihrer Fruchtkörper geringe Tendenzen für eine stärker faulende Fruchtkörperzersetzung aufweisen, ist hier zu berücksichtigen.

Ist die enge Beziehung der *Gyrophæna*-Arten zu agaricoiden Pilzfruchtkörper aufgrund ihrer bekannten mykophagen Ernährungsweise (siehe hierzu ASHE, 1984b; KÖHLER, 1996; RUSCH 1995; RAUH, 1993) verständlich, so erfordert die in dieser Studie festgestellte enge Bindung von *O. alternans* an die Basidiome von *Megacollybia platyphylla*, die in ihren Dominanz- und Konstanzwerten weitestgehend denen von *G. gentilis* entspricht, eine nähere Betrachtung der in der Literatur für *O. alternans* angeführten Ernährungsweise. FLECHTNER (2000), KÖHLER (1996) und RAUH (1993) beschreiben *O. alternans* als zoophage Käferart. Die in und an den Basidiomen vielfach vorkommenden sich nur träge bewegenden Dipteralarven (BUXTON, 1960; HACKMANN & MEINANDER, 1979; EISFELDER, 1955a, 1955b, 1956, 1957; PLASSMANN, 1971), Käferlarven und Collembolen (EISFELDER, 1970) bieten sicherlich eine reiche Nahrungsquelle. Diese Punkte mögen nun dafür sprechen, *O. alternans* als zoophagen Käfer einzustufen, der eines seiner Jagdgebiete auf die Basidiome agaricoider Pilze verlegt hat. Im Gegensatz zu den Angaben von LOHSE (1974b) zeigte *O. alternans* in der vorliegenden Studie jedoch keine Präferenz für faulende Fruchtkörper, sondern bei allen untersuchten agaricoiden Pilzarten auf denen die Art gefunden wurde (z.B. *Megacollybia platyphylla*, *Lepista nebularis*, *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa*), eine Präferenz für die festfleischigen Basidiome der Optimalphase. Diese Besiedlungspräferenz auf agaricoide Fruchtkörper der Optimalphase wird insbesondere durch den Befund im Besiedlungsvergleich zwischen den Alterskategorien Optimalphase und Verfallsphase der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* unterstützt (siehe Punkt 3.2.1.3.2.3). Die Fruchtkörper der Optimalphase bieten jedoch im Hinblick auf potentielle Beutetiere eine schlechtere Zugriffsmöglichkeit als die Basidiome der Verfallsphase. Collembolen und Dipteralarven treten in höheren Anzahlen zumeist erst in der Phase des Fruchtkörperzerfalls auf. Insbesondere die Dipteralarven sind noch in der Optimalphase durch ihren Fraß in der inneren zumeist noch kompakten Stiel- und Huttrama dem Zugriff der zwischen den Lamellen lebenden *O. alternans* entzogen. Ein Erjagen von Imagines oder Larven der *Gyrophæna*-Arten, die sich zusammen mit *O. alternans* am Basidiom aufhalten, wurde nicht beobachtet. Vielmehr wurde im Hinterdarm von *O. alternans*, die von Fruchtkörpern von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* in der Optimalphase gesammelt wurden, große Sporen Mengen der beiden Pilzarten vorgefunden (siehe hierzu auch Tabelle 61 im Punkt 3.6.1). Hier pointiert sich für *O. alternans* das Zusammenspiel zwischen einer Ernährungsstrategie, die sich in der

Aufnahme von Basidiosporen Mengen widerspiegelt mit der Besiedlungsstruktur an den Basidiomen. Schließlich kennzeichnen sich gerade die Basidiome der Optimalphase durch eine hohe Basidiosporenproduktion. Allerdings zeigten in der lichtmikroskopischen Analyse die im Endarm liegenden Basidiosporen kaum äußere Schädigungen, so daß eine effektive Nutzung der Nahrungsquelle der Basidiosporen noch ungeklärt bleibt. Nichtsdestotrotz sollten diese Beobachtungen zu einer kritischen Überprüfung der in der Literatur angeführten Darstellung einer rein zoophagen Ernährungsweise von *O. alternans* und der von LOHSE (1974b) beschriebenen Lebensweise an faulenden Pilzfruchtkörpern führen.

ROOT (1967) führte den Begriff der Gilde ein, um eine Artengruppe zu definieren, die eine bestimmte Umweltressource in ähnlicher Weise nutzt. Somit ist zu diskutieren, ob die basidiombesiedelnden *O. alternans*, wie beispielsweise die Käfer der Gattung *Bolitobius*, eher der Gilde der räuberischen Myzetophilen, oder aber der Gilde der mykophagen Mykobionten zuzuordnen sind, die hier durch die Arten der Gattung *Gyrophana* repräsentiert werden. Nach den Literaturangaben und den hier geschilderten Befunden über die Lebensweise von *O. alternans* besteht durchaus auch die Möglichkeit einer Zwitterstellung zwischen den beiden Gilden. Wie bereits bei der Ernährungsweise der *Atheta*-Arten ausgeführt, vermittelt auch die Untersuchung bei *O. alternans*, daß wohl viele der mit Makromyzetenfruchtkörpern assoziierten Käferarten in ihrer Ernährungsform noch nicht vollständig eingeschätzt sind. Die hier aufgezeigte Aufnahme von großen Anzahlen an Basidiosporen bei Käferarten, die bisher als nicht mykophag klassifiziert wurden, bei denen die Basidiosporen zumindest in Teilen augenscheinlich strukturell unbeschadet den Verdauungstrakt durchwandern, geben einen ersten Hinweis auf das außerordentliche Potential einer endozoischen Sporenverfrachtung durch die basidiombesiedelnden Insekten. Dieser Aspekt wird im Punkt 4.9.4 aufgegriffen und eingehender beleuchtet.

Aufgrund ihrer Besiedlungskonstanz und ihrer hohen Individuenzahlen können *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* in dieser Studie als Charakterarten der in der Optimalphase befindlichen Basidiome von *Megacollybia platyphylla* beschrieben werden. Dieses Ergebnis wird von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) zwar für *G. joyioides* und *G. gentilis* bestätigt, denen die Autoren gleichfalls eine dominierende Rolle einräumen, jedoch fanden sie die Arten *G. affinis* und *O. alternans* in ihren 15 Aufsammlungen besiedelter *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper lediglich zwei- beziehungsweise einmal. Die Autoren bezeichnen die in dieser Studie als Charakterart für *Megacollybia platyphylla* ausgewiesene Käferart *O. alternans* explizit als einen verirrtten Fund an den Basidiomen dieser Pilzart. Wie kann diese Diskrepanz zwischen den Ergebnissen erklärt werden? BENICK (1952) führt zwar *O. alternans* als Fundart für Basidiome von *Megacollybia platyphylla* an, gibt jedoch keine näheren Auskünfte über Fundzahlen, so daß diese Angaben keinen der beiden unterschiedlichen Befunde verifizieren. Anhand des Vergleiches der Aufsammlungen lassen sich nun verschiedene Erklärungsansätze für die unterschiedlichen Besiedlungsbefunde bei *G. affinis* und *O. alternans* anführen. Die divergierenden Besiedlungsbefunde könnten auf

zeitliche und insbesondere auf regionale Unterschiede bei der Fruchtkörperaufsammlungen zurückzuführen sein. Für *Gyrophæna*-Arten zeigte RUSCH (1990), daß sich unterschiedliche regionale Gebiete in den Käferfunden beziehungsweise in dem Fehlen von Arten an agaricoiden Basidiomen manifestieren. Der Autor führt an, daß *G. gentilis* für das Gebiet der Niederlausitz (Deutschland: Brandenburg, Sachsen) bisher nicht nachgewiesen wurde, von ihm in den südlicheren (Elbsandsteingebirge, Deutschland: Sachsen) und nördlicheren (Waren/ Müritz, Deutschland: Mecklenburg-Vorpommern) Gebieten diese Käferart jedoch sehr zahlreich aufgefunden wurde. Mit einem vermehrten Auftreten in den Niddahängen zeigte auch in dieser Studie *G. gentilis* einen gewissen Gebietseffekt (siehe Punkt 3.2.1.1). Somit können auch bei den nach LOHSE (1974a, b) als überall häufig einklassifizierten Käferarten wie *G. gentilis* oder *O. alternans* regionale Unterschiede auftreten, die zu dem Ausbleiben oder Hinzutreten von charakteristischen Käferarten an den agaricoiden Basidiomen führen. Im Punkt 3.2.1.2 wurde ein zeitlicher Faktor im Auftreten der Arten *G. joyioides* und *O. alternans* an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen dokumentiert, so daß auch unterschiedliche Aufsamlungszeiträume die Artenzusammensetzung der Käfer am Basidiom verschieben können. Mit den Abbildungen 35 bis 38 werden im Zusammenhang mit dem Verhaltenselement der Aggregation der Käfer an den Pilzfruchtkörpern schließlich beträchtliche Besiedlungsvarianzen herausgestellt. Die geringen Fundangaben für *G. affinis* und *O. alternans* könnten somit auch auf die geringe Aufsamlungszahl von lediglich 15 besiedelten Fruchtkörpern bei SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) zurückgehen, die diese Besiedlungsvarianzen nicht genügend erfassen.

Der diskrepante Befund von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948), die angeben, *O. alternans*, in vorliegender Studie als Charakterart für *Megacollybia platyphylla*-Basidiome klassifiziert, sei keinesfalls mit den Fruchtkörpern dieser Pilzart assoziiert, provoziert jedoch auch weitere Erklärungsmöglichkeiten. Einerseits könnten die allgemein auftretenden Populationsschwankungen der Käferarten zu den divergierenden Befunden führen, da sie eine Spezifität der hier behandelten Käfer-Pilz-Assoziation maskieren könnten. Andererseits ist jedoch nicht auszuschließen, daß das inkongruente Bild bei *O. alternans* auf ein im Verlauf der letzten 50 Jahre verändertes Angebot an geeigneten Habitatressourcen zurückgehen könnte. Der durch Nutzungsänderungen hervorgerufene anhaltende Rückgang von Großpilzen und ihre Artenverschiebungen in den heutigen Waldgebieten (siehe Zusammenstellung der vielzähligen Gefährdungsursachen für Großpilze bei JEDICKE (ED.), 1997) könnten eine unzureichende Ressourcenversorgung oder sogar einen Verlust der ursprünglich präferierten Mikrohabitate der fruchtkörperassoziierten Käferarten ausgelöst haben, so daß bei *O. alternans* schließlich ein Habitatwechsel auf die in Deutschland gemeine und sehr dicht verbreitete Pilzart *Megacollybia platyphylla* (GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001) erfolgte. In gleicher Weise wäre auch das vermehrte Auftreten von *G. affinis* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* erklärbar.

An diesem Punkt sei auch auf eine Aussage von KOST (1991) hingewiesen, der anführt, daß waldbewohnende Pilze nur dann in großer Arten- und Individuenzahl auftreten, wenn an ihren Wuchsorten eine ungestörte eigengesetzliche Vegetationsentwicklung gewährleistet ist.

Durch den Verlust derartiger Wuchsorte ist nicht nur für die Pilze die Gefahr des zunehmenden Artenverlustes erhöht, auch die auf Makromyzetenfruchtkörper spezialisierten Insekten sind nachfolgend hiervon betroffen. Insbesondere Insektenarten (Myzetophile, Myzetobionte), die in ihrer Assoziation an die Fruchtkörper gefährdeter oder zurückgehender Pilzarten gebunden sind, sind dann einem hohen Gefährdungspotential unterworfen. Auch Insektenarten, die an die Fruchtkörper von Pilzarten gebunden sind, die ihrerseits eine strenge Bindung an seltene und gefährdete Biotoptypen haben (siehe hierzu BENKERT, 1993; WINTERHOFF & KRIEGLSTEINER, 1984), tragen ein derartig hohes Gefährdungspotential. Da Pilzfruchtkörper in ihrer Qualität als Mikrohabitate für Insekten kaum wahrgenommen werden und bis heute mykologische Untersuchungen über die Makromyzeten selbst in waldökologischen Studien häufig übergangen werden, muß dieser Zusammenhang zwischen dem Rückgang der Pilzarten und einer Artenminderung von an Pilzfruchtkörpern lebenden Insekten noch spekulativ bleiben.

Die ausführlichen und langen Artenlisten über Insekten an Pilzfruchtkörpern, die Autoren wie BENICK (1952), BUXTON (1960), DONISTHORPE (1935), EISFELDER (1955a, 1955b, 1961, 1963), HACKMANN und MEINANDER (1979), KLIMASZEWSKI und PECK (1987) oder PLASSMANN (1971) in ihren Arbeiten vorlegen, geben einen beeindruckenden Einblick über die Artenvielfalt, die sich an Pilzfruchtkörpern einstellen kann. Trotz dieser großen Datengrundlage bleibt jedoch der Informationsgehalt für detailliertere Betrachtung letztlich eingeschränkt, da häufig differenzierende Angaben über Individuenzahlen und vor allem über die Besiedlungskonstanz der Insektenarten an den pilzlichen Mikrohabitaten fehlen. Dies kann innerhalb dieser Insekten-Pilz-Assoziationen zu verzerrten Einschätzungen und zu fehlerhaften Interpretationen der Eigenart der Bindung zwischen Insekten- und Pilzart führen. Dementsprechend sind diese Artenlisten, die sich allein auf Positivfunde gründen, problematisch zu analysieren. Studien, die sich zur exklusiven Aufgabe gemacht haben, das vielfältige Artenaufkommen der Insekten an den Basidiomen anhand von Artenlisten zu demonstrieren, schließen das Risiko einer subjektiven Berücksichtigung einzelner ergebnisreicher Pilzfruchtkörper ein. Es besteht die Gefahr, die mit einer hohen Arten- und Individuenzahl an Insekten besiedelten Basidiome herauszustellen, während eine Vielzahl von weit weniger oder nicht besiedelten Fruchtkörpern unerwähnt bleibt. Diese Form der Darstellung in den Artenlisten kann zu der Fehleinschätzung führen, daß Basidiome der agaricoiden Pilze allgemein in hoher Konstanz und mit vielen Insektenarten besiedelt wären. Dieser Gedankengang führt jedoch unweigerlich zu falschen Schlußfolgerungen. Auch bei SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) finden lediglich in einzelnen Listen nicht nur qualitative, sondern zusätzlich auch quantitative Aspekte der Käferansiedlung an den Pilzfruchtkörpern Beachtung. Das Ziel der vorliegenden Studie war eine detaillierte Beschreibung und anschließende ökologische Charakterisierung der Assoziationen zwischen Käfern und agaricoiden Basidiomen. Deswegen wurde hier der Ansatz der beiden Autoren, auch quantitative Aspekte der Fruchtkörper- und Insektenaufsammlungen zu berücksichtigen, fortgesetzt und weiterentwickelt. Nur mit detaillierten Zahlenangaben und durch die Berücksichtigung auch von Negativaufsammlungen (käferfreie Basidiome) läßt sich die

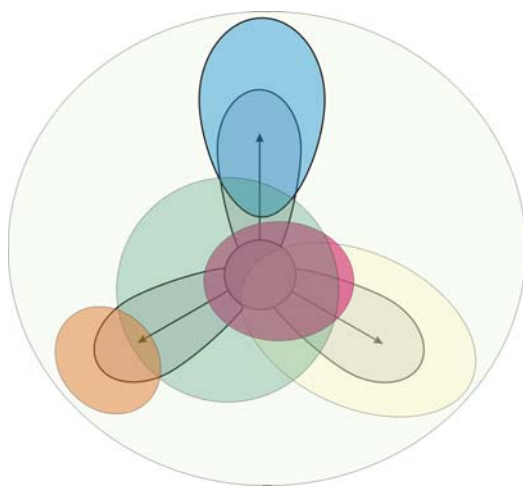
Käferbesiedlung in ihrer eigenen heterogenen Struktur an den ephemeren Mikrohabitaten anschaulich dokumentieren und interpretieren.

4.2.1.1.4 Besiedlungsschema

Bei der Betrachtung der Besiedlungszeitpunkte der Käferarten an den agaricoiden Basidiomen wurde auch bei *Megacollybia platyphylla* die bereits von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) dargelegte Artendifferenzierung zwischen Fruchtkörpern der Optimalphase und faulenden Basidiomen festgestellt. In ihrer zeitlichen Abfolge gleicht die Besiedlung einer Sukzession der Käferarten, wobei in der Optimalphase die Gattung *Gyrophæna* und *O. alternans* auftreten und sich später an faulenden Basidiomen eine *Atheta*-Phase einstellt, während vorangehende Käfer derartige Basidiome meiden. BEAVER (1984) bemerkte allgemein und MOHR (1943) und KOSKELA und HANSKI (1977) speziell für Dung an, daß bei der Besiedlung von ephemeren Habitaten oftmals Artensukzessionen festzustellen sind. Diese sukzessiven Habitatbesiedlungen kennzeichnen sich dabei zumeist durch eine in der Frühphase erfolgende Ansiedlung von Spezialisten, welche dann zu einem späteren Zeitpunkt von Generalisten abgelöst werden. FOX und MORROW (1981) wiesen in diesem Zusammenhang allerdings darauf hin, daß die häufig zur ökologischen Charakterisierung von Organismen vorgenommene Einteilung in Spezialisten und Generalisten abhängig ist von dem jeweils angelegten Maßstab der Betrachtungsebene. Auf den unterschiedlichen Betrachtungsebenen geht nach ihrer Einschätzung die Gültigkeit dieser Auftrennung verloren. In diesem Sinn kann ein Käfer an einem Basidiom ein Spezialist für den faulenden Zustand des Fruchtkörpers sein, jedoch durchaus auch weiteres Faulsubstrat besiedelt, so daß das Insekt, von dieser höheren Ebene aus gesehen, eher als Generalist für Faulstoffe einzustufen ist.

Das in der Abbildung 73 dargestellte Schema stellt die in der vorliegenden Studie gewonnenen Ergebnisse aus der allgemeinen Käferbesiedlung der drei Käfergruppen (Myzetoxene, Myzetophile, Myzetobionte) an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* analytisch dar und akzentuiert die Aussage von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948), daß die Gesamtkäfergesellschaft eines Pilzes erst dann erkannt ist, wenn alle Einzelgesellschaften und die Sukzessionsreihen vollständig charakterisiert wurden. In Abbildung 73 repräsentiert der zentrale Tetraeder einen agaricoiden Pilzfruchtkörper (zentraler Kreispunkt), der sich infolge verschiedener auf ihn einwirkender exogener und endogener Einflüsse in drei divergierende Mikrohabitats von unterschiedlicher Habitatqualität (drei Ellipsen mit Pfeilrichtung) differenziert. Die auf die Basidiomentwicklung einwirkenden Einflüsse beinhalten einerseits Witterungsbedingungen oder Fraßschädigungen und andererseits pilzartspezifische Charakteristika wie Wuchsform, Größe oder Festigkeit der Pilztrama. Die den jeweiligen Entwicklungsbedingungen unterworfenen resultierenden Mikrohabitats können nun von Insektengilden (farbig gekennzeichnete Flächen) entsprechend ihrer unterschiedlichen Habitatpräferenzen und Spezialisierungsgraden besiedelt werden. Während sich Gäste an den Basidiomen aller Zustandsformen unspezifisch einstellen können, sind andere Insektenarten aufgrund ihrer Lebensweise oder infolge

Konkurrenzdruckes auf bestimmte Ausschnitte im Entwicklungsspektrum des Pilzfruchtkörpers angewiesen beziehungsweise abgedrängt.



	Insektengilden	Entwicklungszustand des Basidioms	Signatur der Insektengilden
Grp. I	Gäste *	unspezifisch	
Grp. II	Saprophage, Prädatoren	bestimmte Entwicklungszustände (z.B. Fäulnis, Vorkommen von Dipteralarven oder Collembolen)	
Grp. III	Pilzfresser	optimaler Entwicklungszustand	



Ein Pilzfruchtkörper mit drei potentiellen, divergierenden Entwicklungslinien infolge der Einwirkung unterschiedlicher endogener und exogener Faktoren. Das Basidiom biete demzufolge differenzierte Mikrohabitate von unterschiedlicher Habitatqualität. Insektengilden besiedeln das Basidiom im Zustand ihrer entsprechenden Habitatpräferenz.

Abbildung 73: Schematische Darstellung der Besiedlungspotentiale eines Pilzfruchtkörpers durch verschiedene Insektengilden. Ein Basidiom kann somit Insekten aufgrund möglicher deutlich divergierender Entwicklungslinien differenzierte Mikrohabitate bieten. * Insektenarten können aufgrund ihrer allgemeinen Seltenheit und der damit einhergehenden geringen Besiedlungskonstanz als unspezifische Gäste eingeordnet werden, gleichwohl sie gerade aufgrund ihres punktuellen Auftretens hochspezialisiert sind.

Bei der Darstellung der Gäste gilt zu bedenken, daß Insektenarten, die aufgrund ihrer Seltenheit mit geringer Individuenzahl und Besiedlungskonstanz an den Basidiomen angetroffen werden, als unspezifische Gäste klassifiziert werden können, obwohl diese Insekten in ihrem punktuellen Auftreten eine hochspezialisierte Lebensweise charakterisieren. Die Abbildung 73 akzentuiert die janusköpfige Eigenschaft als eine der elementaren Besonderheiten eines agaricoiden Fruchtkörpers. Einerseits kennzeichnet er sich für die Insekten aufgrund seiner Variabilität und Kurzlebigkeit als schwierig zu erringende Habitatressource, andererseits bietet dieselbe Variabilität ein lokales Attraktionszentrum von hoher Eigendynamik, das im entsprechenden Entwicklungsstatus die Einnischung und Aspektfolge einer Anzahl verschiedener Insektenarten mit teilweise hohen Individuenzahlen ermöglicht. Vor dem Hintergrund dieser Überlegungen sind die auseinanderweichenden Dominanzstrukturen und die Fundzahlen der untersuchten Käferarten bei den *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen sowohl in dieser Studie als auch bei den *Megacollybia platyphylla*-Aufsammlungen von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) erklärbar. Die hohe Zustandsvariabilität des Mikrohabitats der agaricoiden Basidiome und die unterschiedlichen Habitatsansprüche der drei voneinander abweichend angepaßten Käfergruppen führen zu diesem Ergebnis.

4.2.1.1.5 Zusammenfassung der Besiedlungsvariabilität der Käferarten an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß wie in Kapitel 4.1 herausgestellt, die Basidiome der agaricoiden Pilze ein zeitlimitiertes Mikrohabitat bilden. In einem Raum-Zeit-

Fenster betrachtet, zeigen sich jedoch bei den Pilzarten unterschiedliche Fruktifikationstypen. Die artspezifische Verbreitung und das artspezifische Fruktifikationsverhalten mit seiner im Jahresablauf zeitlichen Variabilität der Fruchtkörperbildung sind hier herauszustellen. Zudem wird die Entwicklung der kleinräumig verteilten Basidiome von einer Vielzahl von Einzelfaktoren beeinflusst. Hieraus resultiert, daß die Basidiome agaricoider Pilze Mikrohabitate mit einer hohen punktuellen Variabilität sind. Diese Variabilität läßt erwarten, daß derartige Pilzfruchtkörper für Insekten eine schwierig zu besiedelnde Mikrohabitatressource sind. Nichtsdestotrotz waren jedoch die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* mit einem Anteil von 62 Prozent mit Käfern besiedelt. Im Unterschied zu der größtenteils vorliegenden Literatur wurden in der vorliegenden Studie nicht nur durch Positivfunde (besiedelte Basidiome) die Artenzusammensetzungen, sondern ebenso aufgrund von Negativfunden (unbesiedelte Basidiome), die Dominanz- und Konstanzwerte in der Basidiombesiedlung der Käfergruppen ermittelt. Die Käfer *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* ließen sich dabei als Charakterarten festhalten. Vertreter dieser Charakterarten bilden an den Basidiomen der Optimalphase unter entsprechend geeigneten Bedingungen eine Grundpopulation. Verschieben sich jedoch die Bedingungen am oder im Basidiom aufgrund systemeigener Entwicklungsprozesse oder aber durch äußere Störungen, so ändern sich auch die Käfergesellschaften in ihren Artenspektren und Individuenzahlen. Auf diese Weise sind die Basidiome agaricoider Pilze ein hochvariables Mikrohabitat, das infolge seiner Diskontinuität für die Insekten schwierig zu besiedeln ist, jedoch gleichzeitig vielen Insektenarten mit unterschiedlichen Lebensweisen kurzzeitig ein geeignetes Refugium bieten kann. Somit ist es nicht verwunderlich an den agaricoiden Basidiomen neben mykophagen auch saprophage und räuberisch lebende Käferarten anzutreffen. Aufgrund fehlender Detailinformationen sind wohl viele, selbst die weit verbreiteten mit Pilzfruchtkörper assoziierten Käferarten in ihrer Lebensweise nur ungenügend beschrieben. So wurde bei *O. alternans* und *Atheta*-Arten eine außerordentliche Aufnahme von Basidiosporen festgestellt, gleichwohl diese Käferarten als saprophag oder zoophag beschrieben sind. Im Gegensatz zur Literaturangaben wurde *O. alternans* an agaricoiden Basidiomen nicht an faulenden, sondern an Fruchtkörpern der Optimalphase vorgefunden, wobei der Käfer an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* Dominanz- und Konstanzwerte aufwies, die annähernd den Werten von *G. gentilis* entsprachen.

Um einen tiefergehenden Einblick in die Interaktionsmechanismen zwischen den Käfern und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* zu gewinnen, wird nachfolgend die Besiedlungsstruktur der vier dominanten Käferarten näher betrachtet. Es wird vermutet, daß das hochvariable Mikrohabitat des agaricoiden Pilzfruchtkörpers spezifische Anpassungsmechanismen bei den myzetophilen und insbesondere bei den myzetobionten Käferarten erfordert. Die anschließenden Betrachtungen nehmen eine Einschätzung der Wirkungsweise verschiedener Einflußgrößen auf die Basidiombesiedlung bei den vier ausgewählten Käferarten vor. Auf diese Weise wird vor Augen geführt, wie Faktoren in ihrer unterschiedlichen Ausprägung förderlich oder aber hinderlich bei einer Käferansiedlung am agaricoiden Basidiom sein können. An den Endpunkten der Skala, die die

Interaktionsstrukturen widerspiegeln, liegt auf der einen Seite die rein zufallsbedingte und völlig unspezifische Ansiedlung der Käfer an den Basidiomen der agaricoiden Pilzarten. Bei den nachfolgend untersuchten vier Käferarten stehen allerdings die hohen Dominanz- und Konstanzwerte in der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper dieser Einschätzung entgegen. Den gegenüberliegenden Endpunkt der Spezifitätsskala bildet spezifische Wechselbeziehung zwischen Käfer- und Pilzarten, in der die Käfer Strukturelemente erkennen lassen, die als Anpassungsstrategien eine effiziente und dauerhafte Besiedlung an die kurzlebigen und hochvariablen Mikrohabitate gewährleisten.

4.2.1.2 Analysen der Bedeutung und der Auswirkung verschiedenartiger Einflußfaktoren auf die Besiedlungsstruktur ausgewählter Käferarten an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

Obwohl artspezifische Unterschiede im Fruktifikationstypus berücksichtigt werden müssen (siehe Punkt 4.1.5), sind die Basidiome agaricoider Pilze aufgrund ihrer Kurzlebigkeit und Diskontinuität für Insekten ein dauerhaft schwer zu besiedelndes Mikrohabitat. Trotz dieser Hindernisse ließ sich an den Basidiomen der Pilzart *Megacollybia platyphylla* eine ganze Anzahl verschiedener Käferarten vorfinden. Die Kurzflügelkäfer *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* zeigten aufgrund ihrer hohen Besiedlungskonstanz und ihrer hohen Dominanzwerte in dieser Studie eine herausragende Beziehungen zu den Basidiomen dieser Pilzart. Eingangs wurde festgehalten, daß Organismen zur Bildung und zur Aufrechterhaltung einer engen Wechselbeziehung über die Möglichkeit verfügen müssen, ungehindert in einem genügend hohen Maß in gegenseitigen Kontakt treten zu können. In den nachfolgenden Punkten wird eine Betrachtung vorgenommen, ob und in welcher Form verschiedene Faktoren die Assoziation zwischen den vier Käferarten und den Pilzfruchtkörpern beeinflussen. Mittels statistischer Analysen der Käferbesiedlungsdaten wurde versucht, die vorliegende Insekten-Pilz-Interaktion in diesen unterschiedlichen Einflußfaktoren näher aufzuschlüsseln.

Zunächst erfolgt ein Vergleich der Besiedlungszahlen der ausgewählten Käferarten. Die Ergebnisse der Analysen in den Tabellen 14 und 15 bestätigen die Unterschiede im Dominanzspektrum der vier ausgewählten Käferarten. Auch die bereits herausgestellte Ähnlichkeit der Besiedlungsdaten von *G. gentilis* und *O. alternans* wird festgestellt. Auf die divergierenden Besiedlungsergebnisse zwischen den Aufsammlungen von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) mit den Fruchtkörperaufsammlungen dieser Studie wurde bereits hingewiesen. Unter Punkt 4.2.1.1.3 wurden als Erklärungsmöglichkeiten für diese offenkundige Gegensätzlichkeit hohe Populationsschwankungen, ein Habitatwechsel von *O. alternans*, unterschiedlichen Sammlungsregionen oder divergierende Zeitpunkte der Fruchtkörperaufsammlungen diskutiert. Die beiden letztgenannten Aspekte werden nun in den Punkten 4.2.1.2.1.1 und 4.2.1.2.1.2 anhand der Besiedlungsdaten der vier Käferarten näher beleuchtet.

4.2.1.2.1 Abiotische Faktoren als Einflußgrößen bei der Besiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla*

Unter diesem Punkt werden die Ergebnisse diskutiert, die den Einfluß verschiedener abiotischer Faktoren in ihren Auswirkungen auf die Ansiedlung der vier ausgewählten Käferarten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* untersuchten.

4.2.1.2.1.1 Das Untersuchungsgebiet als Einflußgröße

Obwohl RUSCH (1990) regionale Verbreitungsunterschiede herausstellt, werden von LOHSE (1974a) und LOHSE (1974b) alle vier Käferarten *G. gentilis*, *G. joyioides*, *G. affinis* und *O. alternans* als weit verbreitet, meist zahlreich und überall gemein an Pilzen eingestuft. Diese Klassifikation wird in den Arbeiten von KÖHLER (1996) und RAUH (1993) deutlich bestätigt. Beide Autoren, die die Käferfauna in Waldgebieten von Nordrhein-Westfalen und Bayern untersuchten, stellen die vier Käferarten als euryöke und für Mitteleuropa allgemein in Wäldern verbreitete Insekten dar. KÖHLER (1996) präzisiert in seiner Untersuchung diese Aussagen mit Fundzahlen, die bei allen vier Käferarten höhere Werte erreichen.

In der vorliegenden Studie wurde analysiert, ob sich die Käferarten in der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper in den drei Waldgebieten unterschieden. Da *Megacollybia platyphylla* in allen drei Waldgebieten fruktifizierte und die Waldgebiete hinsichtlich Bewirtschaftung, Höhenlage, geologischem Untergrund und Bestockung einen divergierenden Charakter aufweisen (siehe Punkt 2.1 und die Kurzcharakteristik der Waldgebiete in Tabelle 1), sollte diese Analyse eine aufschlußreiche Basis für die Untersuchung etwaiger Gebietseffekte geben. Hinsichtlich der Individuenzahlen der vier Käferarten wurde kein Gebietseffekt nachgewiesen. Somit ist auszuschließen, daß es in einem der untersuchten Waldgebiete aufgrund abweichender Gegebenheiten ein verstärktes oder vermindertes allgemeines Käfervorkommen gab (Tabelle 15). Die tendenzielle Interaktion (Tabelle 17) zwischen Gebiet und Käferart läßt jedoch auf ein differenziertes Vorkommen der vier Käferarten in den Untersuchungsgebieten schließen. Aus diesem Grund wurde das Vorkommen getrennt für die jeweilige Art in den drei Waldgebieten näher beleuchtet. Gleichwohl in den Einzelanalysen (siehe Tabelle A1 im Anhang) für die Arten *G. gentilis*, *O. alternans* ein Effekt und für *G. affinis* ein tendenzieller Effekt gefunden wurde, bestätigte der bezüglich des α -Fehlers konservativere Scheffé-Test (siehe Anhang, Tabelle A1) diesen Effekt lediglich bei *G. gentilis*. Es zeigte sich, daß im Waldgebiet Niddahänge an den Basidiomen im Durchschnitt mehr Individuen von *G. gentilis* gefunden wurden als in den beiden anderen Waldgebieten, die sich wiederum in den Fundzahlen der Käfer nicht voneinander unterschieden. Die Ergebnisse machen deutlich, daß das Sammlungsgebiet die Anzahl der Käferfunde an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* beeinflussen kann. Allerdings beschränkt sich dieser Gebietseinfluß auf eine der untersuchten Käferarten und es soll erwähnt werden, daß sich keine Gebietsunterschiede für *O. alternans*, der Käferart, die von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) als Irrgast für Basidiome von *Megacollybia platyphylla* angeführt wurde, feststellen ließen. Insofern sind stark generalisierende Aussagen, wie sie beispielsweise für *O. alternans* im Hinblick auf die Basidiombesiedlung von SCHEERPELTZ und

HÖFLER (1948) geäußert wurden, mit Vorsicht zu bewerten. In dieser Studie können divergierende Ergebnisse in den Dominanzstrukturen der Käferarten und in der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome letztlich nur bei *G. gentilis* auf die unterschiedlichen Sammlungsgebiete zurückgeführt werden.

Im Zusammenhang mit der Beschreibung der Verbreitung von an Makromyzetenfruchtkörper gebundenen Käferarten ist die Studie von FLECHTNER (2000) in mehrfacher Hinsicht aufschlußreich. In der sehr detaillierten und umfangreichen Arbeit untersuchte der Autor die Käferfauna im Waldgebiet Niddahänge. Diese Untersuchungen wurden mit Hilfe verschiedenster Fangmethoden (Farbschalen, Stamm-, Luft-, Stubben-, Totholz-, Zelteklektoren und Fensterfallen) durchgeführt (nähere Beschreibungen über Aufbau und Anwendung dieser Fangfallen sind in DOROW *et al.* (1992), DUNGER (1997) oder MÜHLENBERG (1993) nachzulesen). Trotz des Einsatzes der unterschiedlichen Fangmethoden, die sowohl verschiedenes Substrat, als auch die verschiedenen vertikalen Höhenstufen im Wald beprobten, wurden in dem selben Waldgebiet Niddahänge, in dem auch Teile dieser Untersuchung durchgeführt wurden, im Zeitraum von 1990 bis 1992 fünf Arten der Gattung *Gyrophana* (*G. gentilis*, *G. bihamata*, *G. joyioides* und *G. angustata*) mit insgesamt auffallend niedrigen Individuenzahlen gefangen. So wurden *G. gentilis* und *G. joyioides* nur mit einem beziehungsweise mit zwei Individuen nachgewiesen. In der vorliegenden Studie werden jedoch im Waldgebiet Niddahänge hohe Individuenzahlen insbesondere von *G. gentilis* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* herausgestellt. Durch diese Diskrepanz in den Artenfunden bei der Gattung *Gyrophana* im Waldgebiet Niddahänge werden mehrere elementare Punkte augenfällig: Bei der Erfassung der Käferfauna werden selbst unter Anwendung unterschiedlicher und aufwendiger Fallenmethoden Käferarten oder sogar ganze Käfergruppen nicht oder nur stark unterrepräsentiert erfaßt, wenn nicht genügend Kenntnisse über ihre Lebensweise vorliegen, oder spezielle Mikrohabitate gar nicht erfaßt werden. Gleichzeitig wird mit der Datengrundlage von FLECHTNER (2000) die exklusive Beziehung der Käfer der Gattung *Gyrophana* zu den Makromyzetenfruchtkörpern besonders nachdrücklich herausgestellt. Aufgrund der Datenlage kann angenommen werden, daß in der erwähnten waldökologischen Studie von FLECHTNER (2000) zumindest Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* keine Beachtung fanden. Im Unterschied zu der Studie von FLECHTNER (2000) führt dementsprechend KÖHLER (1996) verschiedene *Gyrophana*-Arten und hohe Individuenzahlen für *G. joyioides* und *G. gentilis* in seiner Gesamtartenliste auf. Die Gesamtartenliste von RAUH (1993), in der keine Angaben zu den Individuenzahlen der Käferarten angeführt sind, umfaßt lediglich die Arten *G. gentilis*, *G. minima* und *G. strictula*. Aufgrund dieser geringen Artenzahl und insbesondere aufgrund des Fehlens der Art *G. joyioides* bei gleichzeitiger Anwesenheit von *G. gentilis* ist zu folgern, daß in der letztgenannten Untersuchung keine agaricoiden Basidiome beprobt wurden, während diese in der erstgenannten Studie beachtet wurden. Diese Umstände geben zu der Bemerkung Anlaß, daß einen Vergleich der Käferfauna anhand vorhandener Artenlisten in den unterschiedlichen Gebieten sich schwierig gestaltet, da oftmals – wie in den zitierten Studien

– unterschiedliche Substrate mit überdies ungleicher Intensität beprobt wurden und detaillierte Angaben über die Sammlungssubstrate fehlen. Eine Erfassung des vollständigen Käferspektrums eines Gebietes und eine genaue Beschreibung der Verbreitung einer Insektenart läßt sich somit nur gewährleisten, wenn die tatsächlichen Lebensweisen der Insektenarten bekannt sind und die entsprechenden Käferhabitate in der Erhebung auch abgedeckt werden. Aufgrund der häufig inhomogenen Verteilung der Insekten (siehe hierzu die Abbildungen 35 bis und 38) muß überdies zur interpretationsfähigen Erfassung der vorkommenden Insektenarten eine auf die zu untersuchende Fläche angemessene Anzahl von Fallen eingesetzt beziehungsweise Beprobungen durchgeführt werden. Eine punktuell auswählende Einzelbeprobung, wie sie in ökologischen Studien aufgrund der Kostenreduzierung nur allzu häufig angewandt wird, birgt die dann unvermeidlich Gefahr, bei einigen Fragestellungen Ergebnisse auf verzerrter Datengrundlage zu interpretieren.

Das trotz der verschiedenen eingesetzten Fallenfangmethoden weitgehende Fehlen der *Gyrophæna*-Arten in der detaillierten Studie von FLECHTNER (2000) wirft die Frage auf, wo und wie diese Käferarten die Zeitintervalle überdauern, in denen eine Pilzfruktifikation ausbleibt? Die dominierenden Käfer *G. gentilis* und *G. joyioides* wurden in der vorliegenden Studie im Jahresablauf kontinuierlich in den Monaten Mai bis September, wenn auch in den distinkten Fruktifikationsphasen, an den agaricoiden Basidiomen vorgefunden. Insgesamt sind die betrachteten Käferarten in der Lage, die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* in den einzelnen Fruktifikationsintervallen konstant und sehr rasch zu besiedeln. Die Handauslese von Laubstreu und Totholz ergab ebenso wie die Untersuchung der in den Waldgebieten mit hoher Fruchtkörperabundanz vorkommenden ausdauernden, konsolenförmigen Porlingsfruchtkörpern der Arten *Ganoderma applanatum* (Pers.: Wallr.) Pat. und *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. keine Hinweise auf weitere mögliche Aufenthaltsorte der Käfer. Lediglich ein einziges Mal konnten im Herbst zufällig einige Individuen von *G. gentilis* außerhalb agaricoider Basidiome beobachtet werden. Diese Käfer wurden an einer entwurzelten, noch mit Borke versehenen, großen Rotbuche im Waldgebiet Niddahänge entdeckt. Wie unter Punkt 3.5.5 erwähnt, war der Stamm mit frischen von Scolytiden verursachten Bohrlöcher übersät, aus denen zum Teil einzeln stehend Fruchtkörper von *Pholiota* sp. herauswuchsen. Nach stärkerem Beklopfen des Stammes kamen die *Gyrophænae* aus den offenen Bohrlöchern heraus, liefen umher und verschwanden wiederum in diesen Bohrlöchern. Nach Darstellung von WHITE (1977) überwintern adulte *Gyrophænae* zwischen Graswurzeln und in Totholz. Der Verbleib der *Gyrophænae* außerhalb der agaricoiden Fruktifikationszeiten bleibt letztlich unklar, auch wenn durch die obige Beobachtung die Vermutung nahe liegt, daß sich adulte Käfer zum Zeitpunkt mangelnder oder fehlender Fruktifikation in von Pilzen besiedeltes großvolumiges Totholz zurückziehen könnten. Inwieweit die mykophagen/sporophagen *Gyrophænae* in solchen pilzbesiedelten Substraten auch Myzelien als Nahrung aufnehmen können, steht noch zur genaueren Untersuchung aus. Letztlich verfügt auch diese Käfergruppe neben den für den Basidiosporenfraß spezialisierten Maxillen (siehe hierzu ASHE, 1984b) in der Gesamtheit über

kauend-beißende Mundwerkzeuge, mit denen zum Beispiel die zu Rhizomorphen zusammengelagerten Myzelstränge von *Megacollybia platyphylla* zerkleinert und als Nahrung aufgenommen werden könnten.

4.2.1.2.1.2 Die Zeitkategorien „früh“ und „spät“ als Einflußgrößen innerhalb des potentiellen Fruktifikationszeitraumes von *Megacollybia platyphylla*

GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) führen für *Megacollybia platyphylla* eine Fruktifikationszeitspanne von Mai/ Juni bis Anfang November an. Wie im Schema der Abbildung 69 dargestellt, handelt es sich hierbei jedoch lediglich um eine Zeitspanne potentieller Fruktifikation, da der mehrmonatige Zeitraum witterungsbedingt durch unterschiedlich lange Intervalle zerfasert ist, in denen keine Fruchtkörperbildung zu beobachten ist. Dieser lange potentielle Fruktifikationszeitraum wurde in dieser Untersuchung in eine „frühe“ Fruktifikationsphase (Juni bis Juli) und eine späte Fruktifikationsphase (August bis Oktober) unterteilt, um einem möglichen Zeitfaktor in seiner Einflußgröße auf die Käferansiedlung nachzugehen. FLECHTER (2000) demonstriert in seiner Untersuchung an ausgewählten Käferarten eingipflige, zweigipflige oder auch mehrgipflige Aktivitätsdichten. Die Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Assoziation bietet mit ihren diskontinuierlichen und unsteten Fruktifikationsintervallen innerhalb einer in dieser Untersuchung fast sechs monatigen potentiellen Fruktifikationsphase ein bemerkenswertes System zur Analyse ob und inwieweit früh und spät im Jahr erfolgende Fruktifikationsintervalle die Aktivitätsdichten der vier Pilzkäferarten prägen.

Die Untersuchung dokumentiert, daß die Basidiome der Zeitkategorie „früh“ (Juni bis Juli) in einer Tendenz mit mehr Käfern besiedelt waren als die Basidiome, die in der „späten“ Zeitkategorie (August bis Oktober) fruktifizierten (siehe hierzu Tabelle 18 und im Anhang Tabelle A2). In der Einzeltieranalyse (Abbildung 34 und im Anhang Tabelle A3) unterschieden sich die Käferarten *G. joyioides* und *O. alternans* in ihren Individuenzahlen im Vorkommen an den „frühen“ und an den „späten“ Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Ein derartiger Unterschied wurde hingegen für *G. gentilis* und *G. affinis* nicht festgestellt.

Neben dieser jahreszeitlichen Aufteilung der Käfer wird in den Daten ein weiterer bemerkenswerter Umstand deutlich. Die Standardabweichung bietet ein Maß für die Variabilität der Käferbesiedlung an den unterschiedlichen Fruchtkörperfunden. So werden vor allem bei *G. joyioides* hohe Schwankungen in den Individuenzahlen an den einzelnen Basidiomen offenkundig. Diese Schwankungen belegen eine hohe Populationsdynamik der Käfer bei der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome (dieser Aspekt wird an späterer Stelle unter den Punkten 4.2.1.2.3.1, 4.7.2.1.2 und 4.8 Grundlage für eine ausführliche Diskussion über die Aggregation der Käfer an den Basidiomen, sowie zur Diskussion des Migrationspotentials der Pilzkäfer im Hinblick auf die Ressourcenverfügbarkeit der Pilzfruchtkörper und der Modellierung eines Metapopulationskonzepts). Die auffallenden Schwankungen der Individuenzahlen an den Basidiomen traten bei *G. joyioides* und *O. alternans* in der „frühen“ Fruktifikationsphase von *Megacollybia platyphylla* auf. In der „frühen“ Fruktifikationsperiode wurde gegenüber der „späten“ Fruktifikationsphase somit für beide

Käferarten eine erhöhte Populationsdynamik nachgewiesen. Bei *G. gentilis* hielten sich diese Schwankungen in beiden Zeitkategorien auf insgesamt erhöhtem Niveau die Waage, während sie bei *G. affinis* bei insgesamt geringen Werten gleichfalls ausgeglichen waren. In den vorangehenden Punkten wurde dargelegt, daß die vier hier betrachteten Käferarten als eine gemeinsame Gilde agaricoide Fruchtkörper bewohnender Käfer anzusehen sind, die die gleiche Habitatressource und darüber hinaus das gleiche Merotop, die Räume zwischen den Lamellen der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* nutzen. ASHE (1984b) führt eine rein mykophage-sporophage Ernährungsstrategie der Käferarten der Gattung *Gyrophæna* an. Durch die Befunde der vorliegenden Studie wird nun herausgestellt, daß wohl auch *O. alternans* die gleiche Nahrungsquelle beansprucht. Trotz des Zugriffs auf die gleichen Habitat- und Nahrungsressourcen koexistieren die vier Käferarten nebeneinander im gleichen Merotop. Das Ergebnis der zeitdifferenzierten Besiedlungsdichten an den Basidiomen kann als erstes förderliches Teilglied bei der Realisierung dieser Artenkoexistenz angesehen werden. Nach den vorliegenden Ergebnissen haben die vier Käfer das Potential einem übermäßigen Konkurrenzdruck an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* zu entgehen, indem *G. joyioides* und *O. alternans* die Höhepunkte ihrer Populationsentwicklungen im Frühsommer (Juni-Juli) durchführen. Demgegenüber besiedeln augenscheinlich *G. affinis* und *G. gentilis* die Fruchtkörper innerhalb des potentiellen Fruktifikationszeitraumes auf der Ebene der zwei hier unterschiedenen Zeitkategorien in ausgeglicheneren Verhältnissen. Eine Strategie der zeitlich differenzierten Nischenbesetzung als Instrumentarium zur Nutzung der gleichen Ressource wird von BEGON *et al.* (1991) als ein weit verbreitetes Prinzip bei Tieren und Pflanzen herausgestellt.

Es bleibt zusammenfassend festzuhalten, daß sich die vier Käferarten in ihrer Populationsdynamik bei einer Trennung des potentiellen Fruktifikationszeitraumes von *Megacollybia platyphylla* in eine „frühe“ (Juni-Juli) und eine „späte“ Phase (August-Oktober) voneinander unterscheiden. Diese Differenzierung zeigt auf, daß die Käferarten unter dem Blickwinkel einer groben Zeitskala durch die Strategie von in Zeit und Struktur verschiedenen Populationsentwicklungen einem interspezifischen Konkurrenzdruck bei der Nutzung der gleichen Ressourcenquelle entgehen können.

4.2.1.2.1.3 Weitere abiotischer Faktoren als Einflußgrößen auf das Interaktionssystem

Mit dem Histogramm in Abbildung 34 wurde gezeigt, daß die Populationsstruktur der vier Käferarten bei der Besiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. In den nachfolgenden Punkten werden weitere abiotische Einflußgrößen in ihrer Wirkung auf die Käfer-Pilz-Assoziation untersucht.

4.2.1.2.1.3.1 Die Einflußgröße des Regens

Regen ist eine Grundvoraussetzung für die Fruktifikation der Pilze (MOSER, 1962). Nur bei genügender Substratfeuchte, die nach Meinung des Autors in zwei aufeinanderfolgenden stärkeren Feuchtigkeitsperioden gewährleistet sein muß, kommt es bei Großpilzen zur Fruchtkörperbildung. Bei der Fruchtkörperbildung spielt die Substratfeuchtigkeit eine wichtige

Rolle, während nach erfolgter Fruktifikation die Pilze Defizite im Wasserhaushalt ihrer Basidiome direkt über die Fruchtkörperoberfläche durch Aufnahme von Regenwasser ausgleichen können (MOSER, 1962). Wenn Niederschläge nach Angabe dieses Autors somit für die Makromyzeten ein fruktifikationsinduzierendes und fruchtkörpererhaltendes Element sind, so sollte mit zunehmenden Regenmengen auch eine Zunahme im Angebot von Habitatressourcen für fruchtkörperbesiedelnde Insekten zu erwarten sein. Eine Bestätigung dieser Annahme fand sich im nassen Herbst 1998 durch die auffallend verstärkte Präsenz von agaricoiden und boletoiden Makromyzetenfruchtkörpern im Waldgebiet Lahnberge. Im nachfolgenden Punkt wird der Frage nachgegangen, ob den Niederschlägen als fruktifikationsauslösendes Element auch die Rolle des synchronisierenden Elementes zwischen Fruchtkörperbildung und aufkommender Aktivitätsdichte der Pilzkäfer zukommen kann.

Bei der hier herausgestellten engen Assoziation zwischen den vier Käferarten und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* könnte ein einfacher linearer Bezug zwischen Niederschlägen, Pilzfruktifikation und Käferbesiedlung erwartet werden. Mit Regenfällen und somit zunehmender Substratfeuchte nimmt das Angebot an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* zu. Die Käfer könnten nun bei erhöhtem Ressourcenangebot die Basidiome erleichtert auffinden und verstärkt besiedeln. Zusätzlich zu diesem erhöhten Ressourcenangebot könnte ein weiterer Aspekt Anstoß für eine gesteigerte Käferbesiedlung an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen bei Regenwetter geben. HOFFMANN (1995) fügt an, daß insbesondere fliegende Insekten hohen Transpirationsraten ausgesetzt sind, auch wenn die Insekten infolge des häufig mit einer Wachsschicht überzogenen chitinosen Integumentes über einen guten Verdunstungsschutz verfügen. Es sind aber, wie EISENBEIS und WICHARD (1999) ausführen, die kleinen, an das Leben im Interstitium der obersten Bodenschichten angepaßte Insekten, die zumeist nur ungenügend durch kutikuläre Lipide vor Wasserverlusten durch Transpiration geschützt sind. Aufgrund dieser Vorbemerkungen kann davon ausgegangen werden, daß die kleinen adulten Staphyliniden, ähnlich wie die das Streuinterstitium besiedelnden Insekten durch unzureichenden Kutikulaschutz einer besonderen Austrocknungsgefahr unterliegen. Zusätzlich besitzen die Kurzflügelkäfer stark verkürzten Elytren, die ihren Hinterleib nicht abdecken, wodurch sich die Gefahr eines Wasserverlustes durch erleichterte Transpiration durch die bei Bewegung frei werdenden, nicht sklerotisierten Ligamente der Hinterleibssegmente zusätzlich erhöht. Die an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* lebenden adulten Staphylinidae sind somit eine Käfergruppe, die wegen ihrer Körpergestalt empfindlich gegenüber Austrocknung durch Transpirationsverluste ist. Dieser Punkt läßt sich als weiteres Argument für eine bevorzugte Besiedlung der Basidiome bei Regenwetter anführen. Die mit dem Regen einhergehende hohe Luftfeuchte verringert die Gefahr des Körperwasserverlustes und durch die Fruchtkörperhüte könnten die zwischen den Lamellen lebenden Käfern Schutz vor einer direkten Wirkungen der Niederschläge erhalten.

Die Ergebnisse dieser Studie stellen jedoch heraus, daß besiedelte Basidiome bei Betrachtung einer vierstufigen Regenskala vermehrt bei durchschnittlich schwächeren

Regenereignissen zu finden waren (siehe Punkt 3.2.1.3.1.1). Ein positiver Zusammenhang zwischen stärkeren Regenereignissen und verstärkter Basidiombesiedlung wurde somit nicht festgestellt. Vielmehr erscheint es so, daß bei stärkeren Niederschlägen die Käferbesiedlung am Basidiom zurückgeht oder aber unterbleibt. Dieser Effekt trat nicht nur bei der Erfassung aller vier Käferarten hervor, sondern auch in den Einzeluntersuchungen der Arten. Lediglich bei *G. affinis*, die das geringste Besiedlungsniveau der vier Arten aufweist, wurde dieser Zusammenhang nicht nachgewiesen. Es ist jedoch kaum anzunehmen, daß *G. affinis* im Hinblick auf den Regeneinfluß ein abweichendes Verhaltensmuster zeigt. Eher ist davon auszugehen, daß bei *G. affinis* die insgesamt geringe Besiedlungskonstanz an den Basidiomen den bei den anderen Käferarten auftretenden Effekt überdeckte. Gleichwohl nach den einleitenden Überlegungen Niederschläge für beide Organismen der hier behandelten Käfer-Pilz-Interaktion nutzbringend sind, indem sie die Pilzfruktifikation begünstigen und den Käfern die lebensnotwendige hohe Luftfeuchte zur Ansiedlung an den Basidiomen bieten, zeichnen die Besiedlungsdaten ein anderes Bild. Es kann nicht davon ausgegangen werden, daß Regenereignisse die Käferbesiedlung an den Basidiomen allgemein und undifferenziert positiv beeinflussen. Freilandbeobachtungen bestätigen das Ergebnis der Analyse. Es war festzustellen, daß Nieselregen oder kurze Schauer die Käferbesiedlung am Basidiom wenig beeinflussen, während bei anhaltenden starken Regenfällen kaum Pilzkäfer an den Basidiomen zu finden sind. Wie lassen sich dieses Ergebnis erklären und welche Bedeutung haben sie für die hier behandelte Insekten-Pilz-Assoziation?

Zunächst ist für die austrocknungsempfindlichen Staphyliniden, eine sich mit dem Regen einstellende zunehmende Luft- und Bodenfeuchte positiv zu bewerten. Bei starken Regenfällen werden jedoch Regentropfen und das sich nun stärker sammelnde Regenwasser für die Käfer zu einem zunehmenden Problem. Im Gegensatz zu den Collembolen, die aufgrund ihrer hydrophoben Integumente nicht mit Wasser benetzbar sind (siehe z.B. GHIRADELLA & RADIGAN, 1974), können die kleinen Staphyliniden, sobald sie in Kontakt mit Wassertropfen kommen, vom Wasserfilm umschlossen werden. Nur mühsam gelingt es den Käfern dann, sich wieder aus der Umklammerung des Wassertropfens zu befreien. Dieser Sachverhalt wurde im Laborexperiment als einfache Lösung zur Herabsetzung der Bewegungsfähigkeit der Käfer bei der Lebendauszählung und der Art- und Geschlechterdetermination der lebenden Käfer genutzt. Unter diesen Umständen ist es verständlich, daß bei stärkeren Niederschlägen der Insektenflug unterbleibt und es ist leicht einsichtig, daß bei Regenwetter damit auch eine Neuansiedlung der Pilzkäfer an den offenstehenden Ressourcen der Pilzfruchtkörper entfällt. Dieser Sachverhalt erklärt jedoch nicht, warum bei stärkeren Regenfällen insgesamt viele der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper unbesiedelte waren.

BENICK (1952) stellte heraus, daß die Basidiome der Pilze die Käfer vor Nässe schützen. Die im Rahmen der vorliegenden Studie vorgenommenen Freilandbeobachtungen dokumentieren jedoch ein differenziertes Bild. Es zeigt sich, daß mit zunehmenden Niederschlägen die Pilzfruchtkörper bei artspezifischen Unterschieden ihre Funktionalität, als Regenschutz für die zwischen den Lamellen lebenden Insekten zu dienen, mehr und mehr

einbüßen. Basidiome von *Megacollybia platyphylla* können zwar insbesondere in der Fruchtkörperentwicklung bis zu einem gewissen Punkt ein Wasserüberschuß durch Wasseraufnahme und entsprechende Volumenvergrößerung der Tramahyphen abpuffern. Nach Überschreiten einer Kapazitätsgrenze bildet sich jedoch auch am Basidiom, beispielsweise an den Lamellenoberflächen, ein deutlicher Film von überschüssigem Wasser. Derartige Basidiome mit übersättigtem Wassergehalt bieten den Pilzkäfern kein brauchbares Mikrohabitat. Die Lamellen des Fruchtkörpers beginnen zu verkleben und die Käfer können in dem der Lamellenoberfläche aufliegendem Wasserfilm eingeschlossen und schließlich geschädigt werden. Aus diesen Beobachtungen der Zustandsänderung bei anhaltenden Niederschlägen läßt sich annehmen, daß die Käfer die Basidiome verlassen, um der Gefahr zwischen den Lamellen zu verkleben zu entgehen. Dieser Umstand würde das Auffinden vielfach unbesiedelter agaricoider Basidiome bei stärkeren Niederschlägen erklären. Als Hinweis auf diese Annahme kann folgende Beobachtung angesehen werden. Beim leichten Beklopfen der Basidiome lassen sich viele Pilzkäfer in einer Fluchtreaktion aus den Lamellen zu Boden fallen. Starke Niederschläge lösen gleichfalls am Fruchtkörper Erschütterungen aus, die dann gleichsam eine Fluchtreaktion bei den Käfern hervorrufen könnten. In diesem Fall würde zwar nicht die direkt schädigende Wirkung der Niederschläge die Käfer zum Verlassen der Fruchtkörper veranlassen, sondern die durch die Regentropfen verursachten Erschütterungen am Basidiom. Auch in diesem Fall sind jedoch als Folge der Niederschläge unbesiedelte Basidiome festzustellen. Der Aspekt, ob diese von den Käfern frei gebliebenen oder von den Käfern verlassenen Fruchtkörper zu einem späteren Zeitpunkt unter günstigeren Witterungsbedingungen nochmals besiedelt werden, oder als Habitatressource für die adulten Käfer nun vollständig ausfallen, wird unter Punkt 4.6.1.1, Abbildung 76 bei der Gegenüberstellung zweier unterschiedlicher Ansiedlungskonzepte der Pilzkäfer am Basidiom aufgegriffen.

Die Untersuchung des Einflusses des Regens auf die Besiedlung der Basidiome zeigt, daß vor allem bei Wetterlagen mit stetig wiederkehrenden anhaltenden Niederschlägen die erwartete Synchronisation zwischen einem zunehmenden Angebot an Habitatressourcen und einer erfolgreichen Käferbesiedlung erheblich gestört ist. Während zwar in diesen Fruktifikationsintervallen die Pilzfruchtkörper infolge der Substratfeuchte durchaus in größeren Mengen vorhanden sind, sind die Pilzkäfer durch starke Regenfälle in der Basidiombesiedlung behindert. Das allein schon aufgrund der Diskontinuität der pilzlichen Fruktifikation eingeschränkte Fenster zur Interaktion zwischen Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* und Käferarten wird durch Niederschläge zum Zeitpunkt der Pilzfruktifikation weiter eingeengt. Die Hauptfruktifikationsphasen agaricoider Pilze fällt insbesondere im September und Oktober mit Phasen anhaltender feuchter Witterung zusammen, in die immer wieder auch stärkere und anhaltende Niederschläge einstreuen. Auf diese Weise unterliegt den Pilzkäfern der Zugang zu ihrer Habitatressource sogar in den Phasen hoher Ressourcenkapazität einer hohen Diskontinuität. Gleichwohl die beiden miteinander assoziierten Organismen feuchtigkeitsliebend sind, verhindert die beschränkte

Toleranz gegenüber Niederschlägen bei den Käfern eine optimale Synchronisation zwischen Aufkommen und Besiedlung der Habitatressourcen.

In Abbildung 74 fassen die drei Schemata (A, B und C) das Wirkungsgeschehen von Niederschlägen auf die Käfer-Pilz-Assoziation nochmals in einem Überblick zusammen.

Ausbleibende Niederschläge, wie in Abbildung 74, Schema A dargelegt, vermindern aufgrund der fehlenden Substratfeuchte die Fruktifikation der agaricoiden Pilzarten in hohem Maß. Infolgedessen ist das Angebot an Habitatressourcen für die Pilzkäfer sehr gering. Eventuell aufkommende Pilzfruchtkörper besitzen infolge des mit der Trockenheit einhergehenden Wasserverlustes eine sehr geringe Ressourcenattraktivität für die Pilzkäfer. Die Trockenheit übt auf die Pilzkäfer einen neutralen, aufgrund ihrer Austrocknungsempfindlichkeit letztlich jedoch negativen Druck aus. Anhaltende Trockenheit steht bei ausbleibenden Habitatressourcen, fehlender Habitatattraktivität und eingeschränkter Käferaktivität der Ausbildung des Interaktionssystems zwischen Pilzkäfer und agaricoiden Pilzfruchtkörper sehr stark entgegen. Die unter diesen Bedingungen kaum fruktifizierenden Pilzfruchtkörper sind unbesiedelt.

Ein Wechselspiel von mäßigen Niederschlägen und Sonnenscheinphasen, wie in Abbildung 74, Schema B dargestellt, hat in Abhängigkeit von der Jahreszeit und der Regenmenge eine neutrale bis positive Wirkung auf die Fruktifikation der agaricoiden Pilze und führt bei ausreichender Substratfeuchte zu einem Grundniveau an hochattraktiven Habitatressourcen für die Pilzkäfer. Diese Witterungsbedingungen haben auf die Pilzkäfer eine stark positive Wirkung. In den schwülwarmen Witterungsphasen finden die Käfer optimale Bedingungen zum Schwärmflug. Bei einem Grundniveau an hochattraktiven Habitatressourcen ist die Ausbildung von Pilzkäfer-Pilz-Assoziationen nun stark positiv beeinflusst.

Kommt es nun, wie in Abbildung 74, Schema C dargestellt, in dem potentiellen Fruktifikationszeitraum der Pilze zu ergiebigen und stetig wiederkehrenden Niederschlägen, so wird das Angebot an Fruchtkörpern stark ansteigen (Bei zunehmender Substratfeuchte nimmt die Pilzfruktifikation infolge der Staunässe und der zunehmend anaeroben Substratbedingungen wieder ab). Mit den anwachsenden Niederschlägen werden die nun wasserübersättigten Basidiome jedoch als Mikrohabitate für die Käfer unattraktiv. Haben

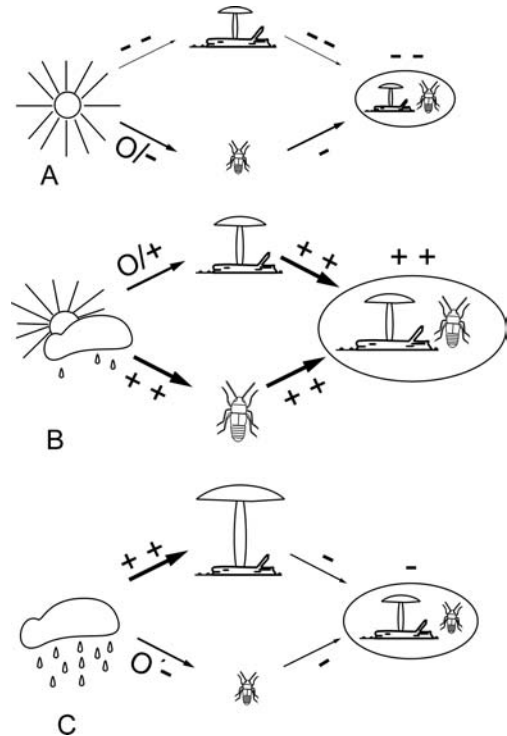


Abbildung 74: Zusammenfassende schematische Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Quote einer Käfer-Fruchtkörper-Besiedlung in Abhängigkeit von Niederschlägen und der Pilzfruktifikation. ○: neutrale Wirkung; +: fördernde Wirkung; ++: stark fördernde Wirkung; -: hemmende Wirkung; - -: stark hemmende Wirkung. Die Pfeildicke unterlegt die fördernde oder hemmende Wirkung in der Etablierung der Pilz-Käfer-Assoziation. Weitere Erläuterungen im Text.

geringe Niederschläge zunächst noch eine neutrale Wirkung auf die Pilzkäfer, so verursacht zunehmendes Regenwasser eine eingeschränkte Lokomotion der Tiere. Bei einem hohen Angebot an Habitatressourcen, die jedoch letztlich unattraktiv sind und auch kaum von den Pilzkäfern erreicht werden können, ist die Realisation von Pilzkäfer-Pilz-Assoziationen erheblich eingeschränkt. Die zahlreich fruktifizierenden Pilzfruchtkörper sind größtenteils unbesiedelt. In diesem letzten Punkt wird die asymmetrische Wirkung der Niederschläge auf die Realisation der Käfer-Pilz-Interaktion anschaulich vor Augen geführt. Eine optimale Etablierung der Assoziation ist somit lediglich in dem engen, in Schema B herausgestellten Witterungsfenster gewährleistet. In Punkt 4.7.2.1.1.5 wird das Schema B von Abbildung 74 nochmals herausgegriffen und gezeigt werden, daß die Realisation der Käfer-Pilz-Interaktion innerhalb dieses Witterungsfensters durch weitere Einflußfaktoren zusätzlichen Einschränkungen unterliegt.

BENICK (1952) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) berichten in Einklang mit den in der vorliegenden Studie erzielten Ergebnissen, daß die beschriebenen Käfer-Pilz-Interaktionssysteme bei geringer Pilzfruktifikation vermehrt zu beobachten sind, während bei hohem Basidiomangebot weit weniger positive Assoziationsfunde erfolgten. Die Autoren führen diesen Umstand jedoch allein auf das Angebot an Habitatressourcen als primären Faktor für eine verstärkte oder abgeschwächte Basidiombesiedlung zurück. Die hier geschilderten Zusammenhänge werden von den Autoren nicht berücksichtigt. Nach den nun vorliegenden Ergebnissen ist davon auszugehen, daß die beschriebene Besiedlungssituation durch den Klimafaktor der Niederschläge überprägt wird. Diese fördern auf der einen Seite die Pilzfruktifikation, stehen auf der anderen Seite einer erfolgreichen Käferbesiedlung jedoch entgegen.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß feuchtwarme Zeitintervalle sowohl für die Pilzfruktifikation als auch für die austrocknungsempfindlichen Käfer eine günstige Voraussetzung für die Etablierung der spezifischen Käfer-Pilz-Assoziationen sind. Da jedoch stärkere Niederschläge die Pilzkäfer direkt und auch indirekt durch wasserübersättigte Mikrohabitate negativ beeinflussen, muß die klimatische Situation in den Fruktifikationsintervallen im Hinblick auf die Etablierung von Käfer-Pilz-Assoziationen differenziert betrachtet werden. Es kann festgehalten werden, daß sich Niederschläge nicht unmittelbar als das synchronisierende Element für die zeitliche Abstimmung der Assoziation zwischen Pilzkäfern und agaricoiden Basidiomen eignen. Regenfälle können jedoch bei geeigneter nachfolgender Witterung eine entscheidende Initialphase für eine erfolgreiche Ansiedlung der Käfer an den kurzlebigen Pilzfruchtkörpern sein. Substratdurchfeuchtende Niederschläge mit anschließender, über mehrere Tage anhaltender schwülwarmer Witterung, die lediglich von kurzen Schauern oder Nieselregen aufgefrischt wird, bietet den hier behandelten Käfer-Pilz-Assoziationen optimale klimatische Voraussetzungen für ein zeitlich aufeinander abgestimmtes System.

4.2.1.2.1.3.2 Die Einflußgröße der Hutgröße

Die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* bilden in ihrer Grundgesamtheit eine Habitatressource für die Ansiedlung der hier untersuchten vier Käferarten. Der Durchmesser ihrer Fruchtkörperhüte unterliegt erheblichen Schwankungen. Während BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) für *Megacollybia platyphylla* Hutdurchmesser von 50 bis ausnahmsweise 120 Millimeter angeben, verweisen GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) auf Durchmesser von 50 bis 160 Millimeter. In dieser Studie lag bei Fruchtkörpern der Optimalphase der kleinste Durchmesser der Hüte gleichfalls bei 50 Millimetern, während der größte gemessene Durchmesser sogar 220 Millimeter einnahm. Aufgrund dieser deutlichen Unterschiede in der Hutgröße und der damit verbundenen unterschiedlichen visuellen Präsenz wurde analysiert, ob sich die Käferbesiedlung nach diesem Größenunterschied differenziert.

Die Ergebnisse zeigen, daß die mit *G. joyioides*, *G. affinis* und *O. alternans* besiedelten Basidiome von *Megacollybia platyphylla* eine signifikant größere Hutfläche besaßen als die unbesiedelten Fruchtkörper. Für *G. joyioides* und *O. alternans* wurde darüber hinaus eine positive Korrelation zwischen der am Basidiom vorgefundenen Individuenzahl und der zunehmenden Hutfläche dargelegt. Lediglich für *G. gentilis* konnte in keinem der beiden Fälle ein Zusammenhang herausgestellt werden. Das Ergebnis, daß die im Mittel großhütigeren Basidiome vermehrt mit den Pilzkäfern besiedelt sind, wirft die Frage auf, welche Elemente als Steuerungsmechanismus für diese Besiedlungsstruktur wirken können.

Mit der erheblich differierenden Basidiomgrößen stellen die *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper unterschiedliche optische Reizquellen dar. Bei einem ausreichenden visuellen Sinnessystem der Käfer könnte somit die bessere visuelle Auffindbarkeit größerer Basidiome der Hintergrund für die gefundene Besiedlungsstruktur sein. SCHARSTEIN und STOMMEL (1999) führen aus, daß der Lichtsinn für die meisten Insektenarten mit Abstand die größte Bedeutung für die umgebende Raumerkundung hat. Da keine Daten über die visuellen Sinnesleistungen der hier betrachteten Käferarten vorliegen, muß ihre Möglichkeit der Unterscheidung der unterschiedlichen Fruchtkörpergrößen relativ spekulativ bleiben. Es ist wahrscheinlich, daß der Lichtsinn der hier behandelten Käfer sicherlich nicht mit der visuellen Sinnesleistung von Libellen, Bienen oder einigen Dipteren, deren Komplexaugen einen Großteil des Kopfes einnehmen, zu vergleichen ist. Es ist jedoch auch bei den Pilzkäfern trotz ihrer im Kopfanteil wesentlich kleineren Augen zumindest eine differenzierte Hell-Dunkel-Wahrnehmung zu postulieren. Diese Vermutung liegt nahe, denn MAYER (1957) konnte bei der nur drei Millimeter großen *Dicyrtoma minuta* (O. Fabricius) (Symphypleona: Smithuridae) zeigen, daß schon Collembolen mit ihren nur aus wenigen, lose verbundenen Einzelaugen bestehenden Komplexaugen eine Hell-Dunkel-Diskriminierung durchführen können. Das in der vorliegenden Studie experimentell nachgewiesene negative phototaktische Verhalten der Pilzkäfer bestätigt zudem zumindest diese Hell-Dunkel-Perzeption bei den Gyrophaenae. Selbst unter der Annahme einer geringen Leistungsfähigkeit des Lichtsinnes der Pilzkäfer kann somit ein größerer Fruchtkörper gegenüber einem kleineren Fruchtkörper tatsächlich einen höhere perzeptuelle optischen Reizquelle darstellen. Unter der wahrscheinlichen

Prämisse eines schwach entwickelten visuellen Systems bei den betrachteten Pilzkäfern kann dem Lichtsinn jedoch lediglich in der Nahorientierung im direkten Anflug auf die Fruchtkörper eine Bedeutung zukommen. So könnten innerhalb eines Fruchtkörperclusters der fruktifizierenden agaricoiden Basidiomen größerhütige Fruchtkörper eine höher perzeipierbare Reizquelle für die Pilzkäfer sein. Aus einer Selektion dieser größeren Basidiome könnte dann ihre erhöhte Besiedlungsrate resultieren. Eine detaillierte Dokumentation der Ansiedlungsmuster innerhalb einzelner Fruchtkörpercluster könnte hier einen weiteren Informationsgewinn erbringen.

Nachdem nun eine allgemeine Präferenz der Käfer für großhütigere Basidiome dokumentiert wurde, wird nun der Frage nachgegangen, welche Vorteile die Pilzkäfer aus diesem Verhalten ziehen können. Um die nachfolgenden Aussagen in einen schlüssigen Kontext zu bringen, muß an dieser Stelle ein kurzer Vorgriff auf den Lebenszyklus der Gyrophaenae in den Punkten Aggregation und Paarbildung erfolgen. Diese Elemente im Lebenszyklus der genannten Pilzkäfer werden ausführlicher erst an späterer Stelle in den Punkten 4.2.1.2.3.1, 4.2.1.2.3.2 und 4.7.2.2 behandelt.

Ein agaricoider Pilzfruchtkörper ist ein zeitlich und räumlich gestreut vorkommendes Mikrohabitat mit klar begrenztem Raumangebot. Die Gyrophaenae nutzen die kurzlebigen agaricoiden Pilzfruchtkörper als Ort der Paarbildung und der Paarung. Allein aus zeitlicher und energetischer Hinsicht ist die konsequente Zusammenführung der artspezifischen Geschlechtspartner durch Bildung lokaler Aggregationszentren an geeigneten Basidiomen vorteilhaft. Dieser Vorteil ist jedoch janusköpfig, schließt er doch den Nachteil mit ein, daß die Käfer aufgrund der räumlich begrenzten Ressource am Basidiom in Raum-, Nahrungs- und sogar Paarungskonkurrenz zueinander treten können. Ein großer Fruchtkörper bietet den Pilzkäfern hier bedeutende Vorteile. Das größere Basidiom wirkt nicht nur als auffälligeres optisches Aggregationszentrum, es entzerrt überdies die bei zunehmender Käferaggregation entstehende Konkurrenzsituation im Raum- und Nahrungsangebot. Zudem bietet der größere Pilzfruchtkörper auch ein ausgeglicheneres mikroklimatisches Umfeld. Witterungsbedingte Störungen wie Trockenheit oder Niederschläge können vom großen Fruchtkörper durch die mit der größeren Plektenchymkapazität einhergehende erhöhte Wasserspeicherung besser ausgeglichen werden. Die Basidiomgröße könnte somit in der Nahorientierung ein effektives visuell steuerndes Element zur gerichteten Ansiedlung der Pilzkäfer an besonders nutzbringende Pilzfruchtkörper sein.

Aus diesen Darstellungen geht hervor, daß größere agaricoide Basidiome für die Pilzkäfer eine Anzahl vorteilhafter Eigenschaften aufweisen. Diese aufgezeigten Qualitäten sind als Erklärungsansätze für eine Besiedlungspräferenz der Pilzkäfer für größere Basidiome von *Megacollybia platyphylla* anzusehen.

4.2.1.2.1.3.3 Die Einflußgröße des Fruchtkörpergewichts

Es wurde dargestellt, daß die Käfer eine erhöhte Affinität zu größeren Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* zeigten. Aufgrund des Zusammenhanges zwischen Größe und Gewicht wäre somit zu erwarten, daß die mit Käfern besiedelten Basidiome auch ein

durchschnittlich höheres Frischgewicht aufweisen als unbesiedelte Basidiome. Dieser Zusammenhang wurde jedoch außer für *O. alternans* nicht nachgewiesen. Die Frage wird aufgeworfen, warum die Besiedlungsstruktur der Käfer in den Faktoren Fruchtkörpergröße und Fruchtkörpergewicht differiert?

Nach LILLY (1965) liegt der Wassergehalt bei den weichfleischigen Pilzfruchtkörpern im Schwankungsbereich zwischen 75-95 Prozent. Die Wasserversorgung des Fruchtkörpers trägt somit in einem erheblichen Teil zum Gesamtgewicht des Basidioms bei. MOSER (1962) wies darauf hin, daß die Pilzfruchtkörper Regenwasser aufnehmen und im Plektenchym speichern können. Diese Beobachtung wurde auch in der vorliegenden Studie gemacht. Bei Regen oder unmittelbar danach gesammelte *Megacollybia platyphylla*-Basidiome waren regelrecht mit Wasser vollgesaugt und erreichten hierdurch ein entsprechend hohes Frischgewicht. Gleichwohl ein natürlicher Zusammenhang zwischen der Größe und dem Gewicht eines Basidioms besteht, kann das Frischgewicht eines Fruchtkörpers von *Megacollybia platyphylla* aufgrund übermäßiger Wassereinlagerung durch aktuelle Regenereignisse übermäßig zunehmen.

Es wurde allerdings bereits festgestellt, daß stärkere Niederschläge einen negativen Einfluß auf die Käferbesiedlung am Fruchtkörper ausüben. Letztlich wird die angenommene förderliche Besiedlungswirkung, die in einer positiven Korrelation zwischen Fruchtkörpergewicht und Fruchtkörpergröße steckt durch das Element der Niederschläge und der damit einhergehenden übermäßigen Durchfeuchtung der Basidiome vermindert. Das Zusammenspiel zwischen Wassereinlagerung und Zunahme des Fruchtkörpergewichtes läßt den erwarteten linearen Zusammenhang zwischen Fruchtkörpergröße und Fruchtkörpergewicht hinsichtlich einer gleichartigen Käferbesiedlungsstruktur nicht zu. Niederschlagseffekte können eine hinsichtlich der Käferbesiedlung erwartete positive Beziehung zwischen dem Frischgewicht und der Hutgröße überformen.

4.2.1.2.1.4 Biotische Faktoren als Einflußgrößen auf das Interaktionssystem

Nachfolgend werden die biotischen Faktoren Schnecken- und Larvenfraß und das Fruchtkörperalter in ihrer Einflußgröße auf das Interaktionssystem beleuchtet.

4.2.1.2.1.4.1 Die Einflußgrößen Schnecken- und Dipteralarvenfraß

Aus den in Tabellen 22, A9 und Tabellen 23, A11 dargestellten Ergebnissen gehen drei Befunde hervor. Die mit einer der vier Käferarten besiedelten Basidiome wiesen im Durchschnitt eine höhere Fraßschädigungen durch Schnecken beziehungsweise Dipteralarven auf, als die unbesiedelten Fruchtkörper. In der Einzelanalyse der Käfer war lediglich bei *O. alternans* dieser Zusammenhang nicht nachweisbar. Eine positive Korrelation zwischen zunehmendem Schneckenfraß beziehungsweise zunehmendem Dipteralarvenfraß und zunehmenden Individuenzahlen am Basidiom war bei keiner der vier Arten zu verzeichnen. Einzig *G. gentilis* zeigte bei der Schneckenfraßschädigung eine Tendenz für diese Korrelation.

Durch Fraßschädigungen, die eigentlich eine verminderte Habitatqualität infolge zunehmender Instabilität des Basidioms und erhöhtem Befallsdruck durch Mikroorganismen erwarten lassen, büßt ein *Megacollybia platyphylla*-Basidiom bei den drei untersuchten *Gyrophana*-Arten augenscheinlich keineswegs per se seine Attraktivität für eine Fruchtkörperbesiedlung ein. Vielmehr zeigen die Ergebnisse, daß durch Schneckenbeziehungsweise Dipteralarvenfraß geschädigte *Megacollybia platyphylla*-Basidiome für die *Gyrophanae* weiterhin attraktive Habitatressourcen bleiben, die sich sogar durch eine gesteigerte Käferbesiedlung kennzeichnen. Wie kann nun dieser zunächst unerwartete Sachverhalt erklärt werden?

Einerseits könnte die aufgezeigte Besiedlungsstruktur allein eine sekundäre Folge des Fruchtkörperalters und des Witterungsgeschehens sein. Die mykophagen-sporophagen *Gyrophanae* besiedeln Fruchtkörper mit reich sporulierendem Hymenium. Diese Fruchtkörper sind bereits über einen längeren Zeitraum präsent und somit zunehmendem Fraßdruck durch Dipteralarven oder Schnecken ausgesetzt. Innerhalb feuchtwarmer Witterungsphasen, in denen sporulierende *Megacollybia platyphylla*-Basidiome und auch die *Gyrophanae* auftreten, ist zudem mit erhöhtem Schnekenaufkommen und somit zunehmenden Fraßschäden an den besiedelten Pilzfruchtkörpern zu rechnen.

Als eine weitere Erklärung der stärkeren Besiedlung fraßgeschädigter Basidiome ist jedoch auch eine direkte, durch Fraßschaden verursachte attraktivitätserhöhenden Wirkung auf die Käferbesiedlung in Betracht zu ziehen. So berichten CONNELL und SLAYTER (1977) von heterotrophen Sukzessionsfolgen an Substraten wie Dung, Kadavern oder Totholz, in denen die eine Art durch ihre Einflußnahme das Substrat für die nachfolgende Art vorbereitet. Anschauliche Beispiele für diesen Mechanismus liefern SCHOENLY und REID (1987). So wird Aas erst nach dem Befall mit Fleischfliegen und Ameisen zugänglich für Käfer aus den Familien der Dermestidae, Trogidae oder Silphidae. Ein weiteres Beispiel für eine derartige Sukzessionsfolge gibt WINSTON (1956). Pilze und Milben können erst in Eichelfrüchte eindringen, nachdem diese von Rüsselkäfern (Curculionidae) angebohrt wurden. Die Sukzessionsfolge läuft in beiden Beispielen nach dem gleichen Muster ab. Erst nach der Einwirkung von Pionierbesiedlern ist das Gesamtsubstrat auch für nachfolgende Organismen erreichbar. Auch wenn im vorliegenden Beispiel die Ressource nicht erst durch artfremde Tiereinwirkung geöffnet werden muß, so ist das Grundprinzip der angeführten Sukzessionsfolgen auf das hier untersuchte Interaktionssystem übertragbar. In dieser Analogie könnte sich die Attraktivität eines *Megacollybia platyphylla*-Basidioms für die *Gyrophanae*, nachdem Schnecken oder Dipteralarven den Fruchtkörper durch Fraß vorgeschädigt haben, erhöhen. Durch den das Pilzplektenchym verletzenden Fraßschaden können die von den Pilzen ausgehenden leicht flüchtigen olfaktorisch wirksamen Substanzen (siehe hierzu z.B. NOËL-SUBERVILLE *et al.*, 1996; RAPIOR *et al.*, 1997; RAPIOR *et al.*, 2000; WOOD *et al.*, 1990) erleichtert und intensiver abströmen. Bei der anzunehmenden olfaktorischen Orientierung könnten die Käfer die entsprechend geschädigten Pilzfruchtkörper nun besser detektieren. Sofern die zweite hier vorgestellte These zutreffend ist, so muß noch offen bleiben, welche Geruchsstoffe diese attraktivitätssteigernde Käferbesiedlung

hervorrufen könnten. Es könnte sich um die beständig vom Pilz ausgehenden leicht flüchtigen Substanzen handeln, die nun lediglich vermehrt vom Fruchtkörper abströmen, oder aber um Stoffe, die erst in Antwort auf den Fraßschaden, zum Beispiel durch modifizierende Oxidationsprozesse olfaktorisch wirksam werden.

Es kam in der vorliegenden Studie nicht zu einem korrelativen Zusammenhang zwischen einer zunehmenden Fraßschädigung und einer zunehmenden *Gyrophana*-Zahl am Basidiom. Dieses Ergebnis kann als Hinweis darauf angesehen werden, daß ab einer bestimmten Schadschwelle die Attraktivität eines *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpers für die *Gyrophana*-Besiedlung wieder zurückgeht. Es wurde bereits darauf verwiesen, daß die *Gyrophana*-Arten altfaulende Basidiome meiden (z. B. SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948). Dies begründet sich, wie später durch Analyse des Lebenszyklus von *G. joyioides* und *G. gentilis* dargelegt wird, darin, daß die *Gyrophanae* auf stabile Verhältnisse am Basidiom angewiesen sind. Auffallend stark fraßgeschädigte Basidiome können zweifellos diese Bedingung jedoch nicht mehr erfüllen.

Diesem Aspekt ist noch hinzuzufügen, daß die Schnecken nach Untersuchungen von LACY (1984) entscheidende Nahrungskonkurrenten gegenüber mykophagen Insekten sind, da sie zusammen mit Wirbeltieren durch Fraß bis zu einem Drittel der auftretenden ephemeren Pilzfruchtkörper zerstören. Die genannte Studie von LACY (1984) betont zudem, daß es insbesondere bei Arten der Gattungen *Boletus*, *Amanita*, *Lactarius* und *Russula* zu enormen Fraßschäden kommen kann. Hier verschwanden zum Teil mehr als die Hälfte der Fruchtkörper durch Fraß der Tiere. Im Zusammenhang mit dem die agaricoiden Pilzfruchtkörper dezimierenden Schneckenfraß soll an dieser Stelle daher auf eine nicht unwesentliche vorteilsbringende Qualität der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome als Ressourcenquelle für die *Gyrophanae* hingewiesen werden. Nach Freilandbeobachtungen sind die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* insgesamt tatsächlich auffällig weniger von Schnecken angefressen als beispielsweise die Basidiome mancher Arten der Gattungen *Amanita* oder *Russula*. Würde auch bei den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen eine Kahlfraß des gesamten Hymenophors auftreten, wie dies beispielsweise bei *Russula cyanoxantha* infolge eines Schneckenbefalls häufiger auftritt, so wäre das Interaktionssystem zwischen *Gyrophana* spp. und Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* zusätzlich durch einen schwerwiegenden unkalkulierbaren Störfaktor belastet. Da die homozöen (nach NADIG, 1986) *Gyrophanae* sowohl als Imagines als auch als Larven zwischen den Pilzlamellen leben und sich hier von der Hymenialstruktur ernähren, beinhaltet ein derartig massiver Fraßschaden einen Totalausfall der Habitatressource oder sogar darüber hinausgehend die Vernichtung einer sich am Fruchtkörper neu entwickelnden Subpopulation durch eine Zerstörung der zwischen den Lamellen befindlichen Eigelege. Aufgrund des gegenüber anderen Pilzarten verminderten Schneckenfraßes stuft WORTHEN (1988) die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* als „low-risk resources“ ein. Damit verfügen die *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper über ein wichtiges interaktionsstabilisierendes Element innerhalb der Assoziation zwischen Insekten und den Basidiomen agaricoider Pilze.

O. alternans weist im Hinblick auf den Faktor Fraßschädigung eine abweichende Besiedlungsstruktur gegenüber den *Gyrophana*-Arten auf. Die Ursachen für diesen Unterschied können jedoch vielfältig sein. Eine andere perzeptuelle Reizaufnahme und Reizverarbeitung oder eine differenzierte Lebensweise können hier ausschlaggebend sein. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit, die zur Aufgabe hat vornehmlich die Interaktionsstrukturen der *Gyrophana*-Arten eingehend zu analysieren, kann diesen mannigfachen Möglichkeiten nicht nachgegangen werden.

Es läßt sich zusammenfassend feststellen, daß durch Dipteralarven und Schnecken verursachte Fraßschäden am *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper die *Gyrophana*-Besiedlung nicht unmittelbar negativ beeinflussen. Vielmehr wurde aufgezeigt, daß die mit *Gyrophanae* besiedelten Basidiome durchschnittlich höherem Fraßschaden unterlagen als die nicht mit den Käfern besiedelten Fruchtkörper. Zwei Erklärungsansätze für diesen Befund wurden diskutiert. Es wurde darauf hingewiesen, daß diese Besiedlungsstruktur einen sekundären Effekt widerspiegeln könnte, der in seiner Grundlage auf die Alterstruktur des Pilzfruchtkörpers und die Witterungsverhältnisse zurückzuführen ist. Es ist aber auch durchaus denkbar, daß durch die Fraßschäden Austrittsporten geöffnet werden, die ein erleichtertes und intensiveres Abströmen von leicht flüchtigen Substanzen ermöglichen, die dann in ihrer Funktion Kairomonen, interspezifisch wirksamen Geruchstoffen (BROWN *et al.*, 1970) entsprechen. In der Folge können die Pilzkäfer nun die geschädigten Pilzfruchtkörper besser olfaktorisch detektieren. Es wurde aber auch angefügt, daß die *Gyrophanae* aufgrund ihrer Lebensweise auf stabile Verhältnisse am Basidiom angewiesen sind. Nach dem Überschreiten einer bestimmten Schädigungsstufe sollte ein Fruchtkörper somit seine Besiedlungsattraktivität einbüßen. Das Ausbleiben einer Korrelation zwischen zunehmender Schädigung und zunehmenden Individuenzahlen am geschädigten Basidiom, kann als Argument für das Bestehen einer solchen Schadschwelle gewertet werden. Durch die gegenüber anderen Pilzarten auffallend geringeren Schneckenfraßschädigungen werden *Megacollybia platyphylla*-Basidiome von WORTHEN (1988) als „low-risk-ressource“ eingestuft. In diesem Punkt sind somit die *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper als eine vorteilhafte Habitatressource herauszuheben.

4.2.1.2.1.4.2 Die Einflußgröße des Fruchtkörperalters

Nach ASHE (1984b) sind die Käferarten der Gattung *Gyrophana* mykophag Insekten, die sich ausschließlich von der sporenproduzierenden Schicht, dem Hymenium, frischer Pilzfruchtkörper ernähren. Aufgrund der synapomorphen Struktur der Maxillen, die sich zu „Sporenbürsten“ differenzierten (ASHE, 1984b) sind die Käfer des Subtribus *Gyrophanina* in hervorragender Weise an die mykophag-sporophag Ernährungsweise angepaßt. Diese Ernährungsform erklärt in schlüssiger Konsequenz die Ansiedlung der Käfer zwischen den Lamellen der agaricoiden Pilzfruchtkörper, da die Käfer hier in unmittelbarem Kontakt zu ihrer Nahrungsquelle treten. Die Fruchtkörper der agaricoiden Pilze durchlaufen innerhalb ihrer kurzen Standzeit jedoch verschiedene Altersstufen, in denen sich die Nahrungsbedingungen verändern. In dieser Untersuchung wurden mit der Aufschirmphase, der Optimalphase und

der Zerfallsphase drei klar voneinander abgrenzbare Altersstadien der Fruchtkörper klassifiziert, die sich im Basidiomzustand und in der Reifung des Hymeniums manifestieren. Da die Standzeit von *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen mit annähernd 14 Tagen (siehe Tabelle 11 und Abbildungen 21 bis 23), wie allgemein bei agaricoiden Pilzfruchtkörpern von kurzer Dauer ist (siehe hierzu z.B. LACY, 1984; LEUSINK, 1995; RICHARDSON, 1970), ist die Besiedlungsmöglichkeit des Mikrohabitats ebenfalls zeitlich eng begrenzt. Um nähere Kenntnisse in der spezialisierten Ernährungsweise und im zeitlichen Ablauf der Interaktion zu erlangen, wurde untersucht, in welcher Alterskategorie sich die Käfer an den Basidiomen einstellen und wie lange sie die Fruchtkörper besiedeln.

Aus ernährungsphysiologischer Sicht ist eine Ansiedlung an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* in der Optimal- und auch noch in der frühen Zerfallsphase für rein mykophage-sporophage Käfer vorteilhaft. Lichtmikroskopische Analysen des Hymeniums erbrachten, daß bei *Megacollybia platyphylla* erst mit dem vollständigen Aufschirmen des Fruchtkörperhutes bei geeigneten Witterungsverhältnissen eine intensive Sporenreifung an den Basidien vorzufinden ist. Noch in der Zerfallsphase des Basidioms war im Hymenium sowohl Sporenreifung und eine Vielzahl abgeschleuderter Sporen festzustellen, die noch der Basidienoberfläche auflagen. Gleichzeitig sind zu diesem Zeitpunkt die Verhältnisse am Basidiom noch nicht zu sehr durch das Aufkommen von fruchtkörperbesiedelnden Pilzen, Bakterien oder Nematoden und auch nicht von den bei der Zersetzung der Fruchtkörper entstehenden toxischen Faulgasen belastet.

Es wurde zunächst untersucht, ob sich ein Unterschied zwischen den besiedelten und unbesiedelten Basidiomen hinsichtlich der Alterseinstufung ergab. Die im Anhang in Tabelle A13 dargelegten Ergebnisse zeigen, daß in allen Fällen die besiedelten Basidiome im Durchschnitt älter waren. Bei der statistischen Überprüfung dieser Werte stellte sich jedoch heraus, daß dieses Ergebnis lediglich bei allen vier Käfer zusammengekommen und bei *G. joyioides* reliabel ist. Für *G. gentilis* und *O. alternans* konnten die angeführten Altersbeurteilungen lediglich in einer Tendenz bestätigt werden. Um diesen Tendenzen, die aufzeigen, daß die besiedelten Basidiome im Durchschnitt älter waren, genauer nachzugehen, wurden nun in Einzelanalysen die drei Alterskategorien jeweils gegeneinander im Hinblick auf eine differenzierte Käferbesiedlung untersucht.

Der Vergleich der Alterskategorien Aufschirmphase und Optimalphase erbrachte relativ eindeutige Ergebnisse für die vier Käferarten. Zeigten bei *G. affinis* die besiedelten Basidiome lediglich tendenziell höhere Alterskategoriewerte, so wurde dieser Effekt bei den drei anderen Käferarten reliabel. Die vier Pilzkäfer besiedeln verstärkt die Basidiome der Optimalphase, die durch einen entfalteten Fruchtkörperhut und insbesondere durch die Sporenreifung im Hymenium charakterisiert sind, während die Basidiome der Aufschirmphase ein noch nicht sporulierendes Hymenium präsentieren. Infolge ihrer ernährungsphysiologischen Spezialisierung auf eine mykophage-sporophage Ernährung (ASHE, 1984b; RUSCH, 1990) ist diese Besiedlungspräferenz an die Fruchtkörper der Optimalphase bei den Arten der Gattung *Gyrophæna* leicht einsichtig. Auch die Aussage von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948), die an Pilzfruchtkörpern eine „Gyrophænenphase“ definieren, die ihren Höhepunkt unmittelbar

vor Beginn der ersten Fäulnisprozesse am Fruchtkörper erreicht, untermauert die hier angeführten Ergebnisse. Aufgrund der in dieser Studie aufgezeigten Verhältnisse kann postuliert werden, daß für die *Gyrophaeae* die Sporenreifung und das Vorliegen von Basidiosporen auf der Hymenialoberfläche als elementar bedeutsames Ereignis zur Initialisierung einer Käferbesiedlung am agaricoiden Basidiom anzusehen ist. Die Frage, wie von Seiten der Käfer eine Erkennung dieses nutzbringenden Pilzstadiums stattfindet, muß jedoch offen bleiben. Es wäre denkbar, daß der Pilzfruchtkörper die olfaktorische Information für eine offenstehende Habitatressource trägt, indem er zum Zeitpunkt der Sporenreifung modifizierte Geruchsstoffe freisetzt. Es ist allerdings auch möglich, daß die Käfer erst nach Aufnahme der Pilzsporen die notwendigen Grundstoffe für eine anschließende Synthese von Aggregationspheromonen erringen, die dann weitere Käfer anlocken könnten.

Im Vergleich der Alterskategorien Aufschirmphase und Verfallsphase zeigten lediglich die mit *G. joyioides* besiedelten Basidiome im Mittel höhere Alterskategoriewerte. Offensichtlich besitzt für diese Käferart die Verfallsphase eine höhere Besiedlungsattraktivität als die Aufschirmphase. Dieser Umstand läßt sich wahrscheinlich wiederum auf die Basidiosporenreifung und den noch in der Verfallsphase vorhandenen Basidiosporenvorrat im Hymenium zurückführen, der in der Aufschirmphase noch nicht vorhanden ist. Es entsteht jedoch die Frage, warum sich bei den anderen Käferarten dieses letzte Besiedlungsmuster nicht zeigt. SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) verweisen auf eine *Gyrophaea*-Phase an den Pilzfruchtkörpern, bevor erste Fäulnisprozesse einsetzen. Es ist anzunehmen, daß sich die Ergebnisse dieses Vergleiches zwischen Aufschirmphase und Verfallsphase auf zwei gegenläufige Prozesse zurückführen lassen. Während an den Fruchtkörpern in der Aufschirmphase aufgrund der noch ausstehenden Basidiosporenproduktion eine Käferbesiedlung unterbleibt, nimmt diese an den Fruchtkörpern der Verfallsphase, die zwar über einen geeigneten Basidiosporenvorrat verfügen, jedoch aufgrund der nun einsetzenden Alterungs- und Faulprozesse ungeeignet werden, ab. Nach den Ergebnissen dieser Studie scheint im Einzelvergleich der vier Käfer, *G. joyioides* und nicht, wie nach den Ausführungen von LOHSE (1974b) zu erwarten gewesen wäre, *O. alternans* die größere Toleranz gegen die in der Verfallsphase der Fruchtkörper einsetzenden Fäulnisprozesse zu besitzen. Es ist jedoch auch anzumerken, daß ein bedeutsamer Unterschied zwischen den beiden Alterskategorien für die anderen Käferarten möglicherweise aufgrund der zu geringen Teststärke nicht erzielt werden konnte.

In dem Vergleich der Alterskategorien Optimalphase und Verfallsphase entsprechen sich die mittleren Alterskategoriewerte zwischen den besiedelten und unbesiedelten Basidiomen weitestgehend. Nach den oben geäußerten Interpretationen sollten aufgrund der Alterungsprozesse in der Verfallsphase die besiedelten Basidiome einen geringeren Alterskategoriewert aufweisen. An diesem Punkt ist jedoch auf eine Besonderheit der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome zurückzukommen, die diese Basidiome erneut zu einer vorteilhaften Habitatressource für die Käfer der Gattung *Gyrophaea* werden läßt. Bereits SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) stellen die eher eingeschränkte Fruchtkörperfäulnis in der Verfallsphase der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome heraus. Die Autoren führen an, daß die

Megacollybia platyphylla-Fruchtkörper typischerweise in der Verfallsphase langsam eintrocknen. Eintrocknende Fruchtkörper sind in der vorliegenden Studie tatsächlich beobachtet worden. Diese Verfallsart von *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern trat jedoch insbesondere in den Fruktifikationsphasen der Frühsommermonate in Zeiten trockener Witterung in Erscheinung. Bei feuchten Witterungsverhältnissen hingegen waren durchaus auch faulende und stark durchweichte Basidiome vorzufinden. Es bleibt jedoch in Übereinstimmung mit SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) festzuhalten, daß die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* durch ein wesentlich schwächer ausgebildetes Faulstadium gekennzeichnet sind als beispielsweise die Fruchtkörper von *Hypholoma*, *Pholiota* oder *Armillaria mellea* agg. Diese Besonderheit in der Verfallsphase der Fruchtkörper könnte bedingen, daß die Gyrophaenae die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* auch im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium noch nicht verlassen, und somit auch die Basidiome der Verfallsphase noch von adulten Gyrophaenae besiedelt sind. Die in dieser Studie nicht durchgeführte differenzierte Betrachtung von „alten“ Basidiomen, die die Verfallsphase widerspiegeln und „altersfaulen“ Fruchtkörpern kann eine Erklärung für den fehlenden Besiedlungsunterschied im Altersvergleich zwischen der Optimal- und der Verfallsphase sein. Mit der im Verfallsprozeß der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome zumeist ausbleibenden Fruchtkörperfäulnis können die Gyrophaenae eine Basidiombesiedlung bei günstigen Witterungsverhältnissen auch auf eine Entwicklungsphase der Fruchtkörper ausdehnen, die bei den Basidiomen anderen Pilzarten bereits durch Fäulnis gekennzeichnet ist. Die Gyrophaena können die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome länger und effizienter nutzen. Ein weiterer Baustein für die Etablierung einer spezifischen Interaktion innerhalb der hier behandelten Käfer-Pilz-Assoziationen.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die vier untersuchten Pilzkäfer die Optimalphase und die nicht faulende Verfallsphase der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome als maßgebliches Besiedlungsintervall präferieren. Als entscheidendes Kriterium für die Käferbesiedlung wurde die Sporulation und der Basidiosporenvorrat im Hymenium angeführt. Aufgrund der für *Megacollybia platyphylla* charakteristischen Eigenart, in der Verfallsphase nur bei feuchter Witterung in Fäulnis überzugehen und ansonsten eher einzutrocknen, bieten diese Pilzfruchtkörper im Vergleich zu den autonom stark faulenden Basidiomen anderen Pilzarten eine vorteilhafte, da länger nutzbare Habitatressource für die Gyrophaenae.

4.2.1.2.2 Zusammenfassung der abiotischen und biotischen Faktoren in ihrem Einflußverhalten auf die Käferbesiedlung

Die vier dominierend an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen vorkommenden Käferarten *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* wurden nach ihren Besiedlungsstrukturen an den Pilzfruchtkörpern im Hinblick auf die Möglichkeit einer besiedlungsbeeinflussenden Wirkung abiotischer und biotischer Faktoren analysiert. Zur

Tabelle 68: Zusammenfassende Betrachtung der untersuchten abiotischen und biotischen Einflußgrößen in ihren Auswirkungen auf die Besiedlungsstruktur der Käfer in der Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Assoziation. (+): tendenzieller Effekt, +: reliabler Effekt, ++: hoch reliabler Effekt, 0: kein Effekt; Ap: Aufschirmphase, Op: Optimalphase, Vp: Verfallsphase; zw.: zwischen; reliable Ergebnisse sind in Abhängigkeit ihrer Signifikanzstärke unterschiedlich grau unterlegt, k. A.: keine Analyse.

Einflußfaktor	Käferart	Förderung der Besiedlung	Besiedlungsstruktur	Korrelation
Gebiet (L, N, S)	alle vier Käferarten zusammen	(+)	statistische Interaktion zw. Käferart und Gebiet	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	0	0	
	<i>G. gentilis</i>	++	N>L und N>S	
	<i>G. affinis</i>	0	0	
	<i>O. alternans</i>	0	0	
Zeitkategorie „früh“ - „spät“	alle vier Käferarten zusammen	(+)	„früh“ > „spät“	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	(+)	„früh“ > „spät“	
	<i>G. gentilis</i>	0	0	
	<i>G. affinis</i>	0	0	
	<i>O. alternans</i>	+	„früh“ > „spät“	
Niederschläge	alle vier Käferarten zusammen	++	besiedelte Basidiome verstärkt bei geringeren Niederschlagswerten	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	++		
	<i>G. gentilis</i>	++		
	<i>G. affinis</i>	0	0	
	<i>O. alternans</i>	++	besiedelte Basidiome verstärkt bei geringeren Niederschlagswerten	
Hutfläche	alle vier Käferarten zusammen	++	besiedelte Basidiome mit größerer Hutfläche	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	++		+
	<i>G. gentilis</i>	0	0	0
	<i>G. affinis</i>	++	besiedelte Basidiome mit größerer Hutfläche	0
	<i>O. alternans</i>	++		+
Fruchtkörpergewicht	alle vier Käferarten zusammen	0	0	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	0	0	++
	<i>G. gentilis</i>	0	0	0
	<i>G. affinis</i>	(+)	besiedelte Basidiome mit höherem Gewicht	0
	<i>O. alternans</i>	++		+
Schneckenfraß	alle vier Käferarten zusammen	++	besiedelte Basidiome mit stärkerem Schneckenfraß	
	<i>G. joyioides</i>	++		0
	<i>G. gentilis</i>	++		(+)
	<i>G. affinis</i>	++		0
	<i>O. alternans</i>	0	0	0
Dipterenlarvenfraß	alle vier Käferarten zusammen	++	besiedelte Basidiome mit stärkerem Dipterenlarvenfraß	k. A.
	<i>G. joyioides</i>	++		0
	<i>G. gentilis</i>	++		0
	<i>G. affinis</i>	(+)		0
	<i>O. alternans</i>	0	0	0
Fruchtkörperalter	alle vier Käferarten zusammen	++	besiedelte Basidiome mit höherem Alterskategoriewert	Ap < Op Ap ≤ Vp Op ~ Vp
	<i>G. joyioides</i>	++		
	<i>G. gentilis</i>	(+)		
	<i>G. affinis</i>	0	0	0
	<i>O. alternans</i>	(+)	besiedelte Basidiome mit höherem Alterskategoriewert	Ap < Op Ap ≤ Vp Op ~ Vp

besseren Übersicht werden nachfolgend die erzielten Ergebnisse in ihren interpretierten Aussagen in Tabelle 68 zusammengefaßt. Dabei wird zunächst eine allgemeine, alle vier Käferarten betreffende Diagnose des jeweiligen Einflußfaktors und anschließend die artspezifische Diagnose des Einflußfaktors vorgestellt.

4.2.1.2.3 Populationsbiologische Parameter als Einflußgrößen bei der Käferbesiedlung der Basidiome von *Megacollybia platyphylla*

In den vorangehenden Abschnitten wurden abiotische und biotische Parameter in ihrer Einflußnahme auf die Käferbesiedlung an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* diskutiert. In den nachfolgenden Punkten wird eine Analyse der Besiedlungsstrukturen der Käfer an den Fruchtkörpern hinsichtlich verschiedener populationsbiologischer Parameter vorgenommen. Es wird der Frage nachgegangen, ob in den Interaktionssystemen populationsdynamische Elemente auftreten, die als zweckmäßige Anpassungsmechanismen der Käfer an ihre ephemeren und sowohl zeitlich als auch räumlich schwer kalkulierbaren Mikrohabitate anzusehen sind. Da die Besiedlungsmuster der Käfer auf ein aggregierendes Verhalten hindeuten, werden verschiedene Ansätze, die zur Bildung und Aufrechterhaltung derartiger Aggregationen beitragen können, diskutiert. Das Geschlechterverhältnis und die Konkurrenzsituation der Käfer an den Basidiomen werden anschließend näher beleuchtet. In einem abschließenden Punkt werden dann die drei populationsbiologischen Parameter nochmals zusammenfassend besprochen.

4.2.1.2.3.1 Die Aggregation

Es wurde dargestellt, daß die Basidiome agaricoider Pilze ähnlich wie Früchte, Faulstoffe, Kadaver oder Faeces als ein wenig kalkulierbares Mikrohabitat für Insekten eingestuft werden. In dieser Untersuchung wurde aber auch mit der Beschreibung des *Pholiota*- und des *Megacollybia*-Fruchtifikationstypus auf artspezifische Unterschiede im Fruktifikationsverhalten der agaricoiden Pilzarten hingewiesen. *Megacollybia platyphylla* ist in Deutschland weit verbreitet und bietet wegen ihres mehrmonatigen potentiellen Fruktifikationszeitraumes eine günstigere Ressourcenkapazität für fruchtkörperbesiedelnde Insekten als seltenere Pilzarten und Arten mit nur kurzer Fruktifikationszeitspanne. Nichtsdestotrotz bleiben jedoch auch die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* grundlegend ein sehr lokales, flächenhaft eng begrenztes und zu keiner Zeit exakt kalkulierbares Mikrohabitat für basidiombesiedelnde Insekten. Selbst in den Fruktifikationsphasen des Pilzes kann, wie diese Studie aufzeigt, die Bildung und Etablierung der Käfer-Pilz-Interaktion fortwährend durch eine Vielzahl von Einflußfaktoren gestört oder sogar verhindert werden. Um beurteilen zu können, ob sich bei den Pilzkäfern in ihren Besiedlungsstrukturen Elemente aufzeigen lassen, die eine Anpassung an die schwierigen Verhältnisse ihrer Habitatressource widerspiegeln, wurde bei allen vier Käferarten die Häufigkeitsverteilung in den Individuenzahlen der Basidiombesiedlungen näher betrachtet.

In den Abbildungen 35 bis 38 wurden die reale Häufigkeitsverteilungen im Vorkommen der Käfer an den Basidiomen einer computergenerierten Zufallsverteilung gegenübergestellt. Aus

dieser Gegenüberstellung wird der Unterschied der beiden Verteilungen offenkundig und es lassen sich wichtige Grundgemeinsamkeiten in der Struktur der Käferbesiedlung an den Basidiomen ableiten. Die beobachteten Häufigkeitsverteilungen sind bei weitem nicht zufallsbedingt. Es existieren wesentlich mehr Fruchtkörper, die keine Käfer aufweisen, aber auch deutlich mehr Basidiome, die mit einer besonders hohen Anzahl an Individuen besiedelt sind, als eine Zufallsverteilung, in der sich die Käfer vollständig unabhängig voneinander an den Basidiomen ansiedeln, erwarten ließe. Das beobachtete Muster demonstriert somit eindrucksvoll ein Verhalten der Insekten an einzelnen Basidiomen, das als Aggregation zu beschreiben ist. Somit läßt sich festhalten, daß die vier Käferarten der Problematik der nur kurzzeitig vorhandenen und nicht kalkulierbaren Ressource der Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* nicht mit der Strategie einer stochastischen Verteilung an den Basidiomen begegnen, sondern mittels der Strategie der Aggregation.

Aufgrund der heterogenen Besiedlungsstruktur ergibt sich die Frage, wie die herausragenden hohen Individuenzahlen adulter Käfer an einzelnen Basidiomen erklärt werden können? Diese Aggregationsmuster müssen nicht unweigerlich die Folge einer hohen Immigration adulter Käfer an das entsprechende Basidiom sein. Die hohen Individuenzahlen könnten auch, wie RUSCH (1990) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) anführen, aus einem sich vor Ort entwickelten Nachwuchs hervorgegangen sein. Bei den homozönen Arten der Gattung *Gyrophana*, die als Larven und Imagines im selben Merotop zwischen den Lamellen der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern leben, ist dieser Gedankengang durchaus nachvollziehbar. Ausgehend von einer durchschnittlichen Käfergrundpopulation am Fruchtkörper wäre als Grundvoraussetzung für das Erreichen der hohen Individuenzahlen an einem Basidiom eine Abfolge mehrerer Generationszyklen mit der von RUSCH (1990) geforderten sehr raschen Entwicklung der Käfer notwendig. Die Beobachtung vereinzelter immaturer Imagines an Basidiomen mit hohen Käferdichten ließe sich als ein Beleg für diese geforderte autochthone Entstehung hoher Individuenzahlen an einem Fruchtkörper anführen. Eine Anzahl von Argumenten steht dieser Annahme jedoch entgegen: Würden die hohen Individuenzahlen an den Basidiomen tatsächlich nur auf den Nachwuchs mehrerer Generationszyklen einer durchschnittlichen Grundpopulation zurückgehen, sollte auch der Großteil der kleinen Teilpopulationen in ihrer Ansiedlungszeit hohe Individuenzahlen hervorbringen. Auch wenn in den Aufsammlungen lediglich immer nur ein „steady-state“-Phase in der Entwicklung der Subpopulationen abgebildet ist, so wäre doch insgesamt eine höhere Fundrate von größeren Käfersubpopulationen an den Basidiomen zu erwarten gewesen. Da überdies die den verschiedenen Generationszyklen entstammenden Käferstadien fortdauernd am Fruchtkörper ausharren müßten, sollten an einem Basidiom die verschiedensten Entwicklungsstadien der Pilzkäfer vorkommen. Tatsächlich leben auch alle drei Käferlarvenstadien an den Basidiomen. Jedoch zeigte sich bei den Larven eine weitgehend identische Altersstruktur. Auch waren die Vorpuppen und die Puppenstadien niemals an einem Basidiomen vertreten. Dieses Ergebnis steht in Einklang mit den von ASHE (1986) erwähnten Beobachtungen. Der Autor weist daraufhin, daß die Larven des dritten Larvalstadiums die Basidiome verlassen, um sich im Boden zu verpuppen. Ein Verlassen der

Basidiome zur bodenbürtigen Puppenruhe mit anschließender Rückkehr an den angestammten Pilzfruchtkörper erscheint als Grundprinzip zur Etablierung der hohen Individuenzahlen adulter Käfer am Basidiom sehr zweifelhaft. Die Aussage von HANSKI (1987a) die besagt, daß theoretisch in fleckenartig verteilten ephemeren Habitaten nur eine Generation zur Entwicklung kommen sollte, spricht gleichfalls gegen die oben angeführte Annahme. Als gewichtigstes Gegenargument gegen eine Erklärung der hohen Käferzahlen an einem Basidiom aufgrund der summierten Vermehrung einer Grundpopulation müssen die in der vorliegenden Studie erzielten Ergebnisse der zeitlichen Dauer des Entwicklungszyklus der Käfer angesehen werden. Die bei *G. joyioides* festgestellten Entwicklungszeiten vom Ei bis zur Imago betragen bei einer Temperatur von 16°C rund 24 Tagen, wobei das Vorpuppen- und das Puppenstadium annähernd 12-14 Tage einnimmt. Aufgrund dieser Gesamtentwicklungszeiten der Käfer ist ein Durchlauf mehrerer Generationszyklen mit den durchschnittlichen Standzeiten von *Megacollybia platyphylla* von ungefähr 14 Tagen nicht vereinbar. Infolgedessen können die erwähnten immaturen Imagines an die Basidiome zwar durch unmittelbar nach dem Schlupf erfolgende Immigration gelangen. Sie können jedoch wohl kaum an den Fruchtkörper zurückkehren an dem sie sich als Larven entwickelten. Die hier angeführten Befunde widerlegen die Ausführung von RUSCH (1990) und auch die Angabe von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948), die eine starke Dominanz oder das alleinige Auftreten einer Käferart an einem Fruchtkörper auf eine autochthone Entwicklung dieser Käferart an dem entsprechenden Pilzfruchtkörper zurückführen. Die Ursache für die hohen Individuenzahlen läßt sich somit nur durch gezielte aktive Immigration adulter Imagines, also durch eine echte Aggregation adulter Insekten an dem Mikrohabitat eines einzelnen Basidioms erklären.

Zur Herbeiführung einer gezielten Aggregation sind Aggregationspheromone insbesondere bei Insekten mit unvorhersehbar auftretenden und kurzlebigen Nahrungs- und Habitatressourcen eine wirkungsvolle Strategie, um eine Ressource rasch zu besiedeln und effektiv zu erschließen. So stellt WOOD (1982) die Bedeutung von Aggregationspheromonen bei Borkenkäfern (Scolytidae) heraus. BARTELT *et al.* (1986) führen die Vermutung an, daß bei der Dipteragattung *Drosophila* Aggregationspheromone generell vorkommen, da deren Nahrungsquellen zumeist dispers verteilt sind und sich durch auffallende Kurzlebigkeit charakterisieren. BARTELT und JACKSON (1984), BARTELT *et al.* (1985a, 1985b, 1988), MOATS *et al.* (1987) oder auch SCHANER *et al.* (1987) konnten bei verschiedenen Arten dieser Dipteragattung tatsächlich Aggregationspheromone nachweisen. Mit *Drosophila melanogaster* wurde von BARTLET *et al.* (1985b) das Vorkommen und die Wirkung solcher Aggregationspheromone sogar bei einer *Drosophila*-Art nachgewiesen, die von BURLA (1951) an Pilzfruchtkörpern vorgefunden wurde. Allerdings ist *Drosophila melanogaster* nicht als eine mit Pilzfruchtkörpern assoziierte Charakterart anzusehen, fehlt sie doch in den Fundlisten der pilzfruchtkörperbewohnenden Drosophilidae bei BUXTON (1960), HACKMANN und MEINANDER (1979) und später auch in der Fundliste von BURLA und BÄCHLI (1968). Nichtsdestotrotz verdeutlichen diese Beispiele, daß verschiedene Insektengruppen zur raschen effektiven Besiedlung kurzlebiger Ressourcen Aggregationspheromone nutzen. WOOD (1982) betont in

diesem Zusammenhang sogar die Unvorhersehbarkeit und die Kurzlebigkeit der Nahrungsressource als evolutive Triebfeder zur Entwicklung von Pheromonsystemen bei den Scolytidae. Da augenscheinlich die Nutzung von Aggregationspheromonen bei Insekten mit diskontinuierlichen und ephemeren Nahrungs- und Habitatressourcen ein vielfach und unabhängig voneinander entwickeltes Grundprinzip zu sein scheint, das sich in seinen Strukturen auch auf das hier behandelte Insekten-Pilz-Interaktionssystem übertragen läßt, wird als Basis für die aggregierenden Besiedlungsmuster der Käfer an den agaricoiden Pilzfruchtkörpern gleichfalls eine olfaktorische Kommunikation der basidiombesiedelnden Käfer durch Aggregationspheromone postuliert. Eine pheromongestützte Aggregation böte in diesem Fall das geeignete Instrumentarium, um die erforderliche Synchronisation zwischen dem Auftreten der kurzlebigen agaricoiden Basidiome und einer effektiven Käferbesiedlung zu ermöglichen. Durch die konzentrierte Ansammlung der Käfer an den einzelnen agaricoiden Basidiomen würde zudem auch die Paarbildung der Geschlechter vorangetrieben.

Sofern die Aggregation der Käfer durch Aggregationspheromone erfolgt, wäre neben einer Charakterisierung dieser Stoffe auch der Syntheseweg der Botenstoffe von Interesse. Die Pheromone könnten entweder jederzeit über de-novo-Synthesen produziert werden, oder aber von den Käfern über Metabolisierungsprozesse aus mit der Nahrung aufgenommenen Pilzinhaltsstoffen gebildet werden. Der zweite Fall beinhaltet mit einer zur Synthese der Botenstoffe zwingenden Nahrungsaufnahme bestimmter Pilzinhaltsstoffe einen Grundstein für die mögliche Entstehung von Besiedlungsspezifitäten der Pilzkäfer zu den Basidiomen agaricoider Pilzarten. Eine derart spezifische Interaktion besteht beispielsweise zwischen Borkenkäfern und Bäumen. Hier werden die mit der Nahrung aufgenommenen pflanzlichen Inhaltsstoffe als Grundmaterial zur Synthese von Insektenpheromonen genutzt. Dies zeigten unter anderem FISH *et al.* (1979), HENDRY *et al.* (1980), HUGHES (1974) und RENWICK *et al.* (1976) für die Assoziation zwischen *Ips paraconfusus* Lanier und *Pinus ponderosa* Douglas. FISH *et al.* (1979), HENDRY *et al.* (1980) und HUGHES (1974) konnten dabei zum Teil unter Anwendung radioaktiver Markierung die in-vivo-Synthese der Borkenkäferpheromone Ipsdienol und Ipsenol aus Mycren, einem Monoterpenbestandteil der Xylemsubstanz Oleoresin von *Pinus ponderosa*, demonstrieren. RENWICK *et al.* (1976) zeigten hingegen die stereospezifische Umwandlung des Baumterpens (-)- α -Pinen in ein weiteres Käferpheromon, das cis-Verbenol. Wie HENDRY *et al.* (1980) anfügen, liegt dem Syntheseweg der drei Käferpheromone eine einfache Oxidation der Ausgangssubstanz des Wirtsbaumes zugrunde. Ein weiteres diesbezügliches Beispiel, in dem ein Insekt einen mit der pilzlichen Nahrung aufgenommenen Pilzinhaltsstoff als Pheromon nutzt, berichtet HARBORNE (1995), indem er Kunesch *et al.* (1987) zitiert. Die Männchen von *Aphomia sociella* (L.) verwenden das Pheromon R-Mellein. Der Pilz *Aspergillus ochraceus* Wilhelm produziert eben diese Verbindung R-Mellein. Da genau dieser Pilz sowohl im Darm des letzten Larvenstadiums als auch in den Hummelnestern gefunden wurde, in denen die Larven von *Aphomia sociella* leben, sehen die Autoren einen Zusammenhang und vermuten eine Nutzung des pilzlichen Inhaltsstoffes durch die Hummelmotte.

Diese Beispiele verdeutlichen, daß spezifische Assoziationssysteme etabliert sind, in denen Insekten organische Verbindungen aus ihrem Nahrungsspektrum nutzen, um arteigene Pheromone zu synthetisieren. Der hier aufgezeigte Sachverhalt bietet zwar einen eleganten Erklärungsansatz für die Evolution von spezifischen Bindungen zwischen basidiombesiedelnden Insekten und Pilzfruchtkörpern. Da mit den in der vorliegenden Studie angewandten Methoden jedoch keine Klärung der Frage stattfinden kann, ob bei den hier untersuchten Käfer-Pilz-Interaktionssystemen die Käferaggregation an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen tatsächlich über Aggregationspheromone herbeigeführt wird, sollen weitere mögliche Ursachen für die beobachtete Aggregation in Betracht gezogen werden.

Ein aggregationsverursachendes Element führen ATKINSON und SHORROCKS (1984) an. So siedeln sich Insekten infolge der Anwesenheit artfremder oder arteigener Individuen im selben Choriotop oder Merotop an, um hier beispielsweise Eier abzulegen. Die Weibchen von *Drosophila melanogaster* legen dementsprechend ihre Eier eher an solchen Stellen ab, an denen bereits Larven der eigenen Art oder aber Larven von *Drosophila funebris* (Fabricius) vorkommen (DEL SOLAR & PALOMINO, 1966). Wie ROCKWELL und GROSSFIELD (1978) zeigten, legt *Drosophila melanogaster* ihre Eier bevorzugt auf rauen Oberflächen ab. ATKINSON (1983) stellt nun heraus, daß in diesem Fall die Aggregation der Imagines aus einer Verbindung zwischen dem bevorzugten Eiablageplatz auf Substraten mit rauher Oberfläche und der vorhandenen Existenz von Dipteralarven herrührt, die durch ihre Fraßtätigkeiten die Oberflächenstruktur bearbeiten.

Es ist weiterhin nicht auszuschließen, daß die Basidiome selber das entscheidende aggregationsfördernde Element freisetzen. So könnten mit dem Erreichen eines bestimmten Entwicklungsniveaus, beispielsweise mit der einsetzenden Sporulation und aufgrund physiologischer Veränderungen im Pilzfruchtkörper Stoffe freigesetzt werden, die dann eine zeitgesteuerte Insektenaggregation am Fruchtkörper auslösen. Da sich mit dem Entwicklungszustand der Pilzfruchtkörper, besonders auffällig in der Verfallsphase der Basidiome, die Geruchskomponenten dramatisch ändern, könnte hierin einer der auslösenden Mechanismen für die grobmaßstäblich differenzierten Käfersukzessionen (*Gyrophana*-Phase, *Atheta*-Phase) an den agaricoiden Pilzfruchtkörpern zu finden sein. In Zusammenhang mit der Diskriminierung der unterschiedlichen Käferbesiedlungsphasen ist es erwähnenswert, daß bei einigen agaricoiden Pilzarten im Verlauf der verschiedenen Reifungsstadien ihrer Basidiome ein charakteristischer, auch für den menschlichen Geruchssinn deutlich wahrnehmbarer Wechsel der Geruchsstoffe auftritt. So sind beispielsweise die Basidiome einiger Arten aus der *Cortinarius*-Untergattung *Phlegmacium*, oder auch *Russula xerampelina* (Schaeff.) Fr. und *Tricholoma caligatum* (Viv.) Rick. durch solche charakteristischen reifungsstadienbedingte Geruchsstoffwechsel gekennzeichnet. Inwieweit diese Wechsel im Geruchsspektrum der Basidiome Auswirkungen auf eine Insektenbesiedlung haben können, steht jedoch noch zur Überprüfung aus.

Letztendlich kann aber auch allein den auf das System einwirkenden Umweltfaktoren ein erhebliches aggregationsförderndes Moment zukommen. SHELLY (1987) und HENDRICHS *et al.* (1991) verweisen auf die Bedeutung von äußeren Umweltbedingungen als Erklärung für

aggregierendes Verhalten. Unter dem Einfluß ungünstiger Umweltbedingungen könnten so normalerweise nicht begrenzte Habitatressourcen plötzlich nur noch im limitierten Maß für die Insekten zur Verfügung stehen. Die Insekten kommen infolgedessen an den noch verbleibenden geeigneten Refugien in erhöhter Zahl zusammen. Diese letzte Möglichkeit erscheint vor dem Hintergrund der vielen kaum besiedelten Basidiome jedoch eher unwahrscheinlich.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit kann die Frage, ob Aggregationspheromone, die Qualitätszustände der Basidiome oder die Einflußnahme von Umweltbedingungen die Grundlage für das aggregierende Verhalten der vier Pilzkäfer an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen bilden, nicht eindeutig beantwortet werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß die verschiedenen Einflußfaktoren und ihr spezifisches Zusammenspiel das Besiedlungsmuster am ehesten beschreiben können. Nach den vorangehenden Ergebnissen bezüglich des Einflusses abiotischer Faktoren und auch der Besiedlung der Basidiome unterschiedlicher Entwicklungsphasen ist durchaus anzunehmen, daß den Umweltbedingungen und auch dem Fruchtkörperzustand eine zentrale Bedeutung bei der Insektenansiedlung am Basidiom zukommt. Aufgrund der Zeitdauer der Käferentwicklung kann es weiterhin als gesichert gelten, daß die adulten Käfer die Basidiome gezielt durch Immigration aufsuchen. Diese zielgerichtete Käferimmigration kann jedoch wohl nur über eine vom Pilzfruchtkörper ausgehende Signalwirkung gesteuert werden. Vom Basidiom ausgehende Geruchsstoffe und zusätzlich freigesetzte Aggregationspheromone der Käfer können bei der gezielten punktuellen Käferaggregation am Basidiom die tragenden Rollen spielen.

Nachdem die möglichen Ursachen für die Besiedlungsmuster der Käferaggregation an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen erörtert wurden, wird im nächsten Schritt der Funktion dieses Aggregationsverhaltens nachgegangen und beleuchtet, welche Vorteile sich für die Käfer aus dem aggregierenden Verhalten ableiten lassen. Zunächst sei hier nochmals in Erinnerung gerufen, daß die Aggregation grundsätzlich geeignet ist, um die Käfer in höheren Individuenzahlen an den verinselt liegenden, diskontinuierlich fruktifizierenden und kurzlebigen Mikrohabitaten der agaricoiden Pilzfruchtkörper zusammenzuführen. Die notwendige Synchronisation zwischen Pilzfruktifikation und einer raschen Käferbesiedlung wird durch die Aggregation erhöht. Weitere Ausführungen, die das aggregierende Verhalten als vorteilhaft herausstellen, stehen im Kontext mit der Artenkoexistenz in verinselten ephemeren Habitaten, mit der Feindvermeidung und mit der Schonung der Nahrungsressourcen.

Zunächst wird die intraspezifische Aggregation als Pfeiler für die Artenkoexistenz näher betrachtet. IVES (1991) und SEVENSTER und VAN ALPHEN (1996) betonen in ihren Arbeiten die Bedeutung der intraspezifischen Aggregation für die Koexistenz und die Stabilität von verschiedenen Artenpopulationen, wenn diese in einem Gebiet die gleiche punktuell verstreute Ressource nutzen. Mit mathematischen Modellbildungen, deren Grundannahmen in Untersuchungen an verschiedenen Organismensystemen bestätigt wurden, konnten

verschiedene Autoren die stabilisierende Wirkung intraspezifischer Aggregation zur Realisierung der Artenkoexistenz bei Nutzung der gleichen verstreut liegenden und kurzlebigen Ressourcen herausstellen (SHORROCKS *et al.*, 1979, ATKINSON & SHORROCKS, 1981, HANSKI, 1981, IVES & MAY 1985, SHORROCKS & ROSEWELL 1986, IVES, 1988). Die Koexistenz der Arten gründet sich dabei auf den Befund, daß bei der durchsetzungsstärkeren Art durch die intraspezifische Aggregation der innerartliche Konkurrenzdruck zunimmt, infolgedessen der interspezifische Konkurrenzdruck wiederum abgeschwächt wird. Durch die intraspezifische Aggregation besetzen konkurrenzstarke Arten in einem Areal nicht alle lokalen Ressourcen. Hierdurch ist auch den konkurrenzschwächeren Arten der nutzbringende Zutritt zu freigebliebenen oder nur minderbesetzten Ressourcen eröffnet. Die intraspezifische Aggregation trägt durch die Realisierung der Koexistenz der Arten zu populationsstabilisierenden Effekten bei den Insektenarten bei. Diese Strategie ist eine Möglichkeit, die nicht kalkulierbare und ephemere Ressource der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper als Knotenpunkte für den Aufbau und den Erhalt stabiler Populationen von Pilzkäfern zu nutzen. Ferner wird offenkundig, daß auch das zunächst als nachteilig eingestufte, lokal verstreute und in einzelne Fruchtkörpercluster zersplitterte diskontinuierliche Vorkommen der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* eine der Grundvoraussetzungen für die Koexistenz der hier lebenden Insekten darstellt. Die Assoziation zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen entwickelt sich infolge der vielzähligen Freiheitsgrade zu einem System hoher Dynamik. Die Anzahl der Freiheitsgrade erwächst nicht nur aus der Diskontinuität der Habitatressourcen, sondern wird durch die aufgezeigten, zahlreich auf die Assoziation einwirkenden Störgrößen zusätzlich gesteigert. Diese Dynamik in dem Interaktionssystem bedingt nun, daß selbst konkurrenzstarke Insektenarten nicht annähernd alle Mikrohabitate ausschöpfend besetzen können. Somit erhalten auch die konkurrenzschwächeren Arten Zutritt zu hochwertigen Habitatressourcen und erringen in den freien oder minderbesetzten Ressourcenflecken Zugang zu Nahrung und „Brutplatz“. Diese Ausführungen zur Koexistenz der Arten erbringen einen Erklärungsansatz für die auffällige Artendiversität an den verinselten, ephemeren Ressourcen der hier behandelten agaricoiden Pilzfruchtkörper.

Im nachfolgenden Punkt wird nun die Aggregation als stabilisierendes Element bei der Feindvermeidung beleuchtet. Die heterogene Verteilung der Käfer an den Basidiomen, in denen viele Fruchtkörper entweder überhaupt nicht, oder nur mit geringer Individuenzahl besiedelt werden, während andere Basidiome wiederum eine hohe Individuenzahl aufweisen, erschwert potentiellen Prädatoren den sicheren Beutegang und behindert Parasiten beim Auffinden ihrer Wirtstiere. Diese Strategie birgt jedoch auf der anderen Seite die Gefahr des Teil- oder Gesamtverlustes einer individuenreichen Subpopulation, wenn Prädatoren, Parasiten oder gar fruchtkörperfressende Tiere (siehe hier Abbildung 24) ein Basidiom mit einer hohen Käferzahl auffinden. Im Gegensatz zu dieser Überlegung verweisen allerdings COMIS und HASSELL (1987) und PAINE (1966, 1974) wiederum auf einen Vorteil, der aus diesem eigentlich negativen Szenario resultiert. Die Autoren führen aus, daß durch asymmetrische Prädation die Koexistenz von Arten gefördert wird, da die Prädatoren infolge des erleichterten Zugriffes die zahlenmäßig überlegene Art eingrenzen. In der vorliegenden

Studie wurde eine bezeichnende Prädation oder Schädigung durch Parasiten bei den Käfern nicht beobachtet. Die räuberisch lebenden Staphyliniden *Bolitobius lunulatus* wurden bei der erfolgreichen Jagd auf Dipteralarven und Collembolen beobachtet, es konnte jedoch kein Bejagen dieser Käfer von Larven oder Imagines der Gyrophaenae und von *O. alternans* festgestellt werden. Da die Käfer zudem nur selten an den Basidiomen gefunden wurden (siehe Tabelle 13), wäre diese Prädationsgefahr ohnehin begrenzt. In einzelnen Fällen wurde bei der Präparation der Abdomen adulter Käfer massiver Nematodenbefall festgestellt. Sämtliche der infizierten Käfer stammten jedoch von Basidiomen, die infolge anhaltender feuchter Witterung stark durchnäßt waren oder bereits faulten. Weitere Prädation und weiterer zoogener Parasitenbefall wurden nicht verzeichnet. Allerdings sollten bei diesen Überlegungen auch die Auswirkungen des Befalls mit entomopathogenen Pilzen nicht vernachlässigt werden. Ob und welchen Druck ein derartiger Pilzbefall auf die Käferpopulationen ausübt, kann hier jedoch noch nicht eingeschätzt werden. In den später unter Punkt 4.7.2.4 und 4.7.2.5 angeführten Aufzuchtversuchen verursachte jedoch Pilzbefall (z.B. *Verticillium* spp.) zum Teil hohen Verluste bei Eiern und Larven von *G. joyioides*.

Durch die Aggregation der Käfer an einigen Pilzfruchtkörpern bleiben andere Pilzfruchtkörper frei von einer Käferbesiedlung. Es soll daher eine kurze Überlegung bezüglich der Auswirkungen der aggregierenden Besiedlung auf die Habitatressource der Basidiome vorgenommen werden. HANSKI (1989) und COURTNEY *et al.* (1990) vertreten die Meinung, daß Fraßschädigungen durch Wirbellose keine negativen Effekte auf das Reproduktionspotential der Pilze ausüben. Die Autoren gehen jedoch in ihren Überlegungen davon aus, daß sich Insekten vorwiegend an seneszenten Basidiomen einstellen. Die bereits von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) typisierte *Gyrophaena*-Phase verdeutlicht jedoch die Ansiedlung mykophager Käfer durchaus in der bedeutenden Reproduktionsphase eines Pilzes. GUEVARA und DIRZO (1999) und GUEVARA *et al.* (2000a) belegen, daß die Fraßschädigungen durch pilzfressende Wirbellose sehr wohl negative Auswirkungen auf die Pilzsporenproduktion und somit die Pilzreproduktion besitzen kann. Die Autoren verzeichnen bei einer Besiedlung des Pilzfruchtkörpers *Coriolus versicolor* (Fr. ex Linné) Qué. = *Trametes versicolor* (Fr.) Pil. mit der Käferart *Octotemnus glabriculus* (Gyll.) (Cisidae) eine Verringerung des Reproduktionspotentials des Pilzes um 58 Prozent. Traten *O. glabriculus* und *Cis boleti* (Scop.) (Cisidae) zusammen an den Pilzfruchtkörpern auf, erhöhte sich dieser Schaden sogar auf einen Wert von 64 Prozent. In diesem Beispiel besiedelten die Käfer junge oder voll entfaltete Basidiome von *C. versicolor*. Die Käfer und ihre Larven reduzierten allerdings das Reproduktionspotential des Pilzes nicht direkt durch aktiven Sporenfraß, sondern durch Fraßschädigungen in der inneren Pilztrama. Diese Fraßschädigungen hatten dann, durch die Induktion des vorzeitigen Verfalls der Pilzfruchtkörper, eine deutlich verminderte Sporenproduktion zur Folge (GUEVARA *et al.*, 2000a). Die vier in dieser Studie eingehender untersuchten Käferarten besiedeln die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* in der Phase hoher Sporenreifung. In diesem Interaktionssystem ernähren sich die Gyrophaenae jedoch direkt von den Pilzsporen. Mit ihren zu Sporenbürsten „spore-brushes“ modifizierten Maxillen werden die Pilzsporen von den Basidien gebürstet zusammengetragen und anschließend

gefressen (ASHE, 1984b). Auch wenn durch diese Fraßschädigung die Sporenproduktion weniger beeinträchtigt sein sollte, da die generativen Hyphen nicht geschädigt werden, ist davon auszugehen, daß durch den Sporenfraß das Reproduktionspotential des Pilzes reduziert wird. Durch die Strategie der Aggregationsbildung werden nun einige Fruchtkörper mit hohen Käferpopulationen besiedelt, während viele Basidiome nur wenige Käfer aufweisen oder gänzlich käferfrei bleiben. Sofern jedoch durch den Sporenfraß die Sporenbildung und somit das Reproduktionspotential des Pilzes erheblich vermindert wird, ist ein stetiges Grundniveau von nicht durch Käferbesiedlung geschädigten Basidiomen vorhanden und die fortwährende sexuelle Reproduktion der Pilzart im Gebiet gesichert. Es ist bemerkenswert, daß das Interaktionssystem im letztgenannten Interpretationsansatz einen offenkundigen Anklang an Wirt-Parasiten-Beziehungen findet. BEGON *et al.* (1997) fügen an, daß eine aggregierende Verteilungen von Parasiten auf ihren Wirtsorganismen extrem häufig auftreten.

Die vorangehenden Gedankengänge zusammenfassend, ist festzustellen, daß sich die vier näher untersuchten Pilzkäfer in ihrer Besiedlungsstruktur an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen aggregierend und nicht stochastisch verteilen. Es wurde herausgestellt, daß das Aggregationsverhalten ein wirkungsvolles Grundprinzip ist, um kurzlebige diskontinuierliche Habitat- und Nahrungsquellen effektiv zu besiedeln. Ferner ermöglicht die konzentrierte Besiedlung von spezifischen Habitatquellen ein erleichtertes Auffinden von Geschlechtspartnern. Als fördernde Mechanismen für das Aggregationsverhalten wurden Aggregationspheromone, eine Nachfolgebesiedlung und auch der Einfluß von Umweltbedingungen diskutiert. Abschließend wurden die unterschiedlichen in der Literatur besprochenen Funktionen des Grundprinzips der Aggregation angeführt. Neben der effektiven Besiedlung wird auch die Koexistenz von Arten bei der Nutzung von ephemeren, dispers verteilten und unregelmäßig auftretenden Ressourcen als wichtiges Vorteilsargument für die Aggregation genannt. Ebenso ist die Aggregation eine wertvolle Strategie zur Vermeidung von Prädation und Parasitenbefall. Der Vorteil einer Aggregation der Pilzkäfer an spezifischen Pilzfruchtkörpern liegt weiterhin darin, daß ein die Reproduktionsleistung reduzierender Sporenfraß an einem Grundstock von Fruchtkörper unterbleibt, so daß die Reproduktionsleistung des Pilzes im Gebiet erhalten bleibt. Die dauerhafte Verfügbarkeit der Habitatressource im Areal ist dadurch abgesichert.

Im nachfolgenden Punkt wird nun ein Gesichtspunkt im Aggregationsverhalten der Käfer bei der Besiedlung der agaricoiden Basidiome vertieft.

4.2.1.2.3.2 Das Geschlechterverhältnis der vier Käferarten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

PARSONS und BOCK (1976, 1977) und ASPI und HOFFMANN (1995) berichten bei Arten der Gattung *Drosophila* über die Strategie Pilzfruchtkörper als „Hochzeitsort“ (mating arena) zu nutzen. In der vorliegenden Untersuchung wurden bei allen vier Käferarten sowohl männliche als auch weibliche Individuen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* festgestellt. Die weitere Beobachtung kopulierender Käfer in den Lamellenzwischenräumen belegt, daß die Fruchtkörper den Insekten offenkundig auch als Paarungsplatz dienen. Zur Durchführung

erfolgreicher Paarungen müssen notwendigerweise männliche und weibliche Käfer an den Basidiomen zusammenkommen. Diese zunächst trivial erscheinende Forderung gewinnt jedoch vor dem Hintergrund des Fruktifikationsverhaltens der agaricoiden Pilze besondere Bedeutung. Es sei in Erinnerung gerufen, daß die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* aufgrund ihrer Fruktifikationsdynamik zeitlich und räumlich inselartig verstreute, kurzlebige Mikrohabitate sind. Unter günstigen Witterungsverhältnissen können in einem Gebiet zur gleichen Zeit eine ganze Anzahl von Fruchtkörpern in räumlich getrennten Fruchtkörperclustern auftreten, während unter klimatisch ungünstigen Bedingungen längere Fruktifikationspausen entstehen. Es wäre einer erfolgreichen Paarbildung abträglich, wenn sich die Geschlechter zum Zeitpunkt hoher Fruktifikationsraten ziellos und zufällig auf die einzelnen *Megacollybia platyphylla*-Basidiome verteilen. Die Zusammenführung der beiden Käfergeschlechter würde überdies weiter geschwächt, wenn die Insekten zu diesem Zeitpunkt auch auf gleichzeitig fruktifizierende Basidiome anderer Pilzarten übergehen würden. Das Aggregationsverhalten der Pilzkäfer an spezifischen Basidiomen ist somit auch in der Funktion zu diskutieren, die Geschlechtspartner gezielt zusammenzuführen.

Die Betrachtung der Geschlechterverhältnisse an den Basidiomen beleuchtet die Vorgänge bei der Fruchtkörperbesiedlung und erteilt Auskunft welchen Wirkungsgrad die Aggregation bei der Realisation der Paarbildung birgt. Die unter Punkt 3.2.1.4.3 dargestellten Analysen der Geschlechterverhältnisse (Tabelle A28 im Anhang, Abbildung 39) offenbart bei allen vier betrachteten Käferarten und in allen drei unterteilten Häufigkeitskategorien ein Geschlechterverhältnis von annähernd eins zu eins. Mit diesen Untersuchungsergebnissen können die Angaben von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948), die in ihren Studien ein Geschlechterverhältnis am Basidiom von weiblichen zu männlichen Käfern bei Arten der Gattung *Gyrophana* von zwei zu eins aufzeigen, nicht bestätigt werden. Der Unterschied im Geschlechterverhältnis ist möglicherweise darauf zurückzuführen, daß sich die Angaben bei SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) auf wenige Einzelaufsammlungen gründen. Auch bei den Aufsammlungen dieser Studie war in Einzelfällen ein Überhang von Weibchen - aber auch von Männchen - an einem Basidiom zu verzeichnen. Allerdings beeinflussten diese Einzelfälle das Gesamtbild der in dieser Studie ermittelten Geschlechtsverhältnisse nicht. Eine völlig hinreichende Erklärung für die voneinander abweichenden Befunde im Geschlechterverhältnis kann jedoch nicht genannt werden.

Welche Schlüsse lassen sich nun aus den ausgeglichenen Geschlechterverhältnissen in den drei Kategoriestufen ziehen? Die Gleichverteilung der Geschlechter sowohl bei niedrigen als auch bei hohen Individuenzahlen dokumentiert, daß sich die Geschlechtspartner offensichtlich auch bei der Erstansiedlung an den Basidiomen gleichmäßig finden. Bei keiner der vier Käferarten ergibt sich somit ein Hinweis für eine geschlechtsspezifische Besiedlungsabfolge. Die Aggregation verläuft insofern wohl nicht anhand einer Kaskade geschlechtsspezifisch freigesetzter chemosensorischer Signalstoffketten, wie sie beispielsweise von WOOD (1982) für die Ansiedlung von *Dendroctonus brevicornis* (Scolytidae) an *Pinus ponderosa* beschrieben wird. Mit dem in allen drei Kategorien der Individuenzahlen auftretenden Geschlechterverhältnis von eins zu eins wird ein günstiges

Verhältnis für eine erfolgreiche Paarbildung der Käfer an den Basidiomen erreicht. Bereits bei nur wenigen Individuen an einem Basidiom ist durch die gleichmäßige Ansiedlung von beiden Geschlechtern das lokale Zusammentreffen von Männchen und Weibchen als Grundvoraussetzung für eine erfolgreiche Paarbildung und somit auch für eine erfolgreiche Nachkommenschaft gegeben. Bei hohen Individuenzahlen am Basidiom ist durch die gleichmäßige Aufteilung der Geschlechter ebenfalls ein Grundstein für die effiziente Paarbildung gelegt, in der die Insekten bei der angestrebten Paarbildung übermäßige energiezehrende Störungen durch beständiges Aufeinandertreffen gleichgeschlechtlicher Artgenossen vermeiden.

Das in dieser Studie ermittelte ausgeglichene Geschlechterverhältnis der untersuchten Pilzkäfer läßt sich als effektives Grundprinzip für die erfolgreiche Paarbildung, sowohl an schwach als auch an stark besiedelten Basidiomen ansehen. Können sich bei geringer Besiedlungszahl am Basidiom Geschlechtspartner finden und erfolgreiche Nachkommen hervorbringen, so wird bei hohen Besiedlungszahlen ein unnötiger Energieverlust umgangen, der sich durch ein ständiges Aufeinandertreffen gleichgeschlechtlicher Individuen mit resultierenden Auseinandersetzungen ergeben könnte.

4.2.1.2.3.3 Die Konkurrenzsituation der vier Käferarten an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*

Die Pilzart *Megacollybia platyphylla* bietet durch ihre ausgedehnte mehrmonatige potentielle Fruktifikationsphase und durch ihre gemeine Verbreitung von der planaren bis zur hochmontanen Höhenstufe (GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001) in Laubgehölzen ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt, um die zeitlichen und großräumigen Besiedlungsstrukturen der Pilzkäfer an den Basidiomen dieser Art zu studieren und Einblicke in die Aut- und Synökologie der basidiombesiedelnden Käfer zu erhalten.

Die vier untersuchten Käferarten besiedeln mit hohen Konstanz- und Abundanzwerten das gleiche Mikrohabitat, die Basidiome von *Megacollybia platyphylla*. Da zumindest für die *Gyrophæna*-Arten die mykophage Ernährungsweise unbestritten ist, teilen die Käfer nicht nur das räumlich eng begrenzte Merotop des Pilzfruchtkörpers, sondern überdies auch die gleiche Nahrungsressource. Diese Situation wird durch die Tatsache verschärft, daß die Nachkommenschaft der Käfer gleichfalls im gleichen Merotop aufwächst und durch Fraß an Basidien und Basidiosporen die gleiche Nahrungsquelle wie die adulten Käfer nutzt. Auf der Grundlage dieser Befunde lassen sich verschiedene Thesen hinsichtlich des Konkurrenzdruckes am Basidiom formulieren: 1. An einem Basidiom tritt zu keinem Zeitpunkt selbst bei hohem Besatz mit den homozöen Käfern inter- oder intraspezifische Konkurrenzdruck auf. Raum- und Nahrungsangebot werden von adulten Käfern und Käferlarven nicht annähernd ausgeschöpft. Diese These erscheint aufgrund der flächenhaft beschränkten Raumkapazität eines agaricoiden Basidioms, die mit einer begrenzten Nahrungskapazität einhergeht, eher unwahrscheinlich. Selbst bei den großhütigen *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen ist zumindest bei einem hohen Besatz mit Imagines und Larven mit Raum- und Nahrungskonkurrenz zu rechnen. 2. Die Käfer investieren in die

nachteilige Situation eines möglichen intra- und interspezifischen Konkurrenzdruckes, um die unter Punkt 4.2.1.2.3.1 diskutierten Vorteile der Aggregation auch artübergreifend zu nutzen. 3. Die Käfer vermeiden den mit den begrenzten Raum- und Nahrungskapazitäten einhergehenden interspezifischen Konkurrenzdruck durch verschiedene Besiedlungsstrategien. Eine zeitlich oder großräumig differenzierte Phänologie führt zur arttrennenden Basidiombesiedlung und somit zur Vermeidung interspezifischer Konkurrenz.

Im nachfolgenden Abschnitt wird der dritten angeführten Möglichkeit, der Strategie einer zeitlichen oder großräumigen Nischentrennung zur Vermeidung interspezifischer Konkurrenz, nachgegangen. Zunächst findet die Möglichkeit der räumlichen Nischentrennung Beachtung. Lediglich *G. gentilis* zeigte in der Untersuchung mit einem vermehrten Vorkommen in den Niddahängen einen reliablen Gebietseffekt. Da die Niddahänge mit einer Höhenlage von 550-700m ü. NN von den anderen Untersuchungsgebieten (Schönbuche: 500m ü. NN; Lahnberge: 300m ü. NN) abweichen, ist zunächst eine Erklärung dieses Effektes in der Höhenverbreitung der Käfer zu suchen. RUSCH (1990) konnte *G. gentilis* in der planar-kollinen Höhenstufe der Niederlausitz nachweisen, beschreibt jedoch eine Artlücke in der montanen Stufe des Elbsandsteingebirges. Diese Beobachtung unterstreicht zunächst die Annahme einer verstärkten montanen Verbreitung bei *G. gentilis*. Allerdings erwähnt der Autor andererseits Käferfunde aus der Nordostdeutschen Tiefebene bei Waren an der Müritz. Für beide Fundgebiete gibt RUSCH (1990) als Mikrohabitate die Basidiome der Pilzarten *Amanita porphyria* Alb. & Schw.: Fr. und *Megacollybia platyphylla* an. Selbst bei der Berücksichtigung des Massenhebungseffekts wird damit das Muster einer Höhenstufenpräferenz durchbrochen. LOHSE (1974a, b) und auch KÖHLER (1996) klassifizieren alle vier betrachteten Käferarten als weit verbreitet ein, und stellen kein höhenstufendifferenziertes Vorkommen heraus. Es bleibt letztlich ungeklärt, ob diese Gebietsdifferenzierung von *G. gentilis* tatsächlich auf eine verstärkt montane Artverbreitung oder lediglich auf die damit in Zusammenhang stehenden verstärkten Niederschlagsmengen und geringeren Jahresmitteltemperaturen zurückgeht. Möglicherweise müssen auch andere Faktoren wie beispielsweise regionale Verbreitungsunterschiede, wie sie schon durch die Studie von RUSCH (1990) aufgezeigt werden, oder gebietsspezifische Faktoren in Betracht gezogen werden. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit können diese Möglichkeiten jedoch nicht eindeutig aufgeklärt werden. Es bleibt festzuhalten, daß in dieser Studie bei den drei weiteren untersuchten Käferarten keine offensichtlichen Verbreitungsunterschiede auftraten.

Bei einer zeitlichen Nischaufteilung wurde festgestellt, daß *O. alternans* in der Zeitkategorie „früh“ mit signifikant mehr Käfern gesammelt wurde als in der Zeitkategorie „spät“. *G. joyioides* wurde mit deutlicher Tendenz ebenfalls verstärkt in der Zeitkategorie „früh“ gesammelt. Für die Art *G. gentilis* war ein Anstieg in der mittleren Individuenzahl in der Zeitkategorie „spät“ zu verzeichnen. Für diese Arten wird somit die Möglichkeit einer zeitlich differenzierten Nischenbesetzung registriert.

Bislang vorhandene Literaturdaten erbrachten keine Hinweise für eine differenzierte räumliche oder zeitliche Nischaufteilung bei den vier Käferarten. In der vorliegenden Arbeit stellte sich jedoch die Möglichkeit der zeitlichen Einnischung in potentiellen

Fruchtifikationszeitraum von *Megacollybia platyphylla* für drei der vier untersuchten Käferarten heraus. Zusammen mit dem erhöhten Vorkommen von *G. gentilis* in der Zeitkategorie „spät“ könnte der Gebietseffekt dieser Art mit höheren Besiedlungszahlen im montanen Gebiet Niddahänge darauf hindeuten, daß *G. gentilis* gegenüber *G. joyioides* und *O. alternans* über ein erweitertes Temperaturfenster verfügt, das auch in kühlere Temperaturbereiche hineinreicht. Somit könnte *G. gentilis* auch die höher gelegenen montanen Zonen (Niddahänge) mit tiefer liegenden mittleren Temperaturen (siehe Tabelle 1) erschließen und ebenso im Jahresablauf später fruktifizierende Basidiome besiedeln. Mit dem erweiterten Temperaturfenster erfährt *G. gentilis* eine Möglichkeit den interspezifischen Konkurrenzdruck zu verringern.

Vor dem Hintergrund eines möglichen interspezifischen Konkurrenzdruckes der Käfer an den Fruchtkörpern wurden die Besiedlungsverhältnisse der vier Käferarten an den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern analysiert. Zunächst wurde mit einer Gegenüberstellung der einzelnen Artenpaare bei besiedelten und nicht besiedelten Basidiomen das Potential interspezifischer Konkurrenz in einem qualitativen Aspekt untersucht. Mittels der Einteilung in drei Kategoriegruppen wurde die Konkurrenzsituation der einzelnen Artenpaarungen anschließend in einem qualitativen Aspekt betrachtet. Die im Anhang in den Tabellen A17 bis A22 wiedergegebenen Ergebnisse der qualitativen Konkurrenzanalyse verdeutlichen zwei bemerkenswerte Sachverhalte. In diesen Analysen der sechs Artenpaarungen fanden sich keine Hinweise, daß die Anwesenheit einer Käferart am Basidiom eine Besiedlung mit einer weiteren Käferart unterdrückt. Vielmehr betonen die Ergebniskonstellationen der Kreuztabellen den umgekehrten Fall. Auf Basidiomen, die mit einer der Käferarten relativ stark besiedelt waren, fanden sich auch mehr Käfer einer anderen Art ein. Eine vergleichbare Beziehung ergab sich für die wenig besiedelten Basidiome. Diese waren mit Käfern der anderen Arten ebenfalls geringer besiedelt. Nach diesen Zusammenhängen ist demnach davon auszugehen, daß Basidiome, die für eine Käferart eine besondere Attraktivität besitzen, diese für eine andere Käferart ebenfalls aufweisen. Im umgekehrten Fall scheinen andere Basidiome für die betrachteten Käferarten gleichermaßen ungeeignet zur Besiedlung zu sein. Die hier vorliegenden Ergebnisse dokumentieren, daß die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* für die vier untersuchten Käferarten hinsichtlich der Besiedlung und Nicht-Besiedlung als Habitatressource ein gemeinsames Element tragen. Interspezifische Konkurrenz in Form eines Artenausschlusses trat an den Basidiomen nicht auf. Um diesen ersten Hinweis einer interspezifischen Koexistenz der Käferarten im gleichen Merotop weiter nachzugehen, wurde nun mit der zweiten Analyse die Koexistenz der Käferarten an den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern unter Berücksichtigung der drei Besiedlungskategorien untersucht. Dabei spiegelten sich Unterschiede der Besiedlungszahlen bei der dominant vorkommenden Käferart *G. joyioides* tendenziell auch in unterschiedlichen Besiedlungsdichten bei den anderen drei Käferarten wider. Im nachfolgenden Scheffé-Test wurde jedoch lediglich für *G. affinis* eine Möglichkeit für ein Konkurrenzszenario bestätigt. Hier scheinen die hohen Individuenzahlen von *G. joyioides* am Basidiom auffällig niedrige Anzahlen von *G. affinis* zu bedingen. Bis auf dieses eine Ergebnis

ließen sich jedoch bei diesen Vergleichen keine Muster erkennen, die auf einen offensichtlichen interspezifischen Konkurrenzdruck an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen hinweisen könnten. Eine Konkurrenzsituation der unterschiedlichen basidiombesiedelnden Käfer kann nach diesen Ergebnissen somit weitestgehend ausgeschlossen werden. Die Ergebnisse untermauern viel eher eine interspezifische Koexistenz der Käferarten im gleichen Merotop der Basidiome von *Megacollybia platyphylla*.

Es sollte jedoch erwähnt werden, daß in der vorliegenden Studie die inter- und intraspezifischen Konkurrenzfaktoren lediglich bei adulten Käfern betrachtet wurde. Konkurrenzszenarien zwischen adulten Käfern und den sich entwickelnden Käferlarven und zwischen den Käferlarven untereinander wurden nicht berücksichtigt. Im Gegensatz zu den Konkurrenz- und Aggregationseffekten bei den adulten Käfern treten bei der Oviposition und den heranwachsenden Käferlarven völlig andere Faktoren wie die Ovarienreifung im Muttertier, die Gelegegröße und die Effektivität einer möglichen Brutfürsorge in den Vordergrund. So erwähnen auch SHORROCKS (1977), ATKINSON (1979), GRIMALDI und JAENIKE (1984) oder ATKINSON (1985) bei ihren Untersuchungen an Fruchtfliegen eine Entstehung von Konkurrenz durch limitierte Ressourcen vornehmlich bei den Larvenstadien.

Ausgangspunkt der oben dargelegten Untersuchungen war die Überlegung, daß die homozönen Pilzkäfer, die sowohl als Larven als auch als Imagines das gleiche Merotop besiedeln und zudem die gleiche Nahrungsquelle nutzen, vermutlich unweigerlich in intra- und interspezifische Konkurrenz treten. In der Untersuchung ließen sich bei den an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen dominierenden Pilzkäferarten gewisse räumliche und relativ klare zeitliche Unterschiede in der Basidiombesiedlung herausarbeiten. Durch derartig differenzierte zeitlich und räumliche Besiedlungsmuster besteht die Möglichkeit, einen interspezifischen Konkurrenzdruck abzapfen. Die Besiedlungsmuster waren bei den artgegenüberstellenden Vergleichen weitgehend ähnlich. Es lassen sich Fruchtkörper mit einer hohen Attraktivität und solche mit einer geringen Attraktivität für die Pilzkäfer unterscheiden. Auf der Grundlage dieser Ergebnisse existiert zwischen den vier untersuchten Pilzkäferarten kein Konkurrenzausschluß und auch keine auf Konkurrenz zurückzuführende Besiedlungsminderung einer Käferart durch die Anwesenheit einer anderen Käferart. Es ist bislang jedoch offen, ob sich eine intra- und interspezifische Konkurrenz möglicherweise erst später bei der Entwicklung der Käferlarven und somit in der Größe der Nachkommenschaft manifestiert. Die Ergebnisse zusammenfassend existiert bei den vier betrachteten Pilzkäfern an den agaricoiden Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* Artenkoexistenz. Das von Populationsökologen entworfene Bild einer Artenkoexistenz von Tieren in einem fleckenartig verteilten, ephemeren Mikrohabitat findet hier Bestätigung.

4.2.1.2.2.4 Aggregation, Geschlechterverhältnis und Konkurrenz als Faktoren bei der Besiedlung ephemerer Ressourcen: eine kurze Zusammenfassung

Die Aggregation, das Geschlechterverhältnis und der Konkurrenzdruck sind wichtige populationsbiologische Grundelemente. Innerhalb der Assoziation zwischen den Insekten und

agaricoiden Pilzfruchtkörpern gewinnen diese Faktoren im Lebenszyklus der Insekten aufgrund der Kurzlebigkeit und der Diskontinuität der Pilzfruchtkörper, die als Habitats- und Nahrungsressource fungieren, zusätzlich an Bedeutung. Die drei Faktoren stehen jedoch nicht getrennt nebeneinander, sondern sind miteinander verwoben. Aus diesem Grund werden die diesbezüglichen Ergebnisse nochmals kurz zusammenfassend dargestellt. In der Analyse der Besiedlungsstruktur von *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans* wurde bei den einzelnen Käferarten ein aggregierendes Verhalten bei der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*-Basidiome festgestellt. Dieses Aggregationsverhalten wird als eine geeignete Strategie angesehen, um die für die Assoziation notwendige Synchronisation zwischen der Verfügbarkeit der agaricoiden Pilzfruchtkörper mit einer raschen Insektenbesiedlung zu ermöglichen. Die Besiedlung der Basidiome erfolgt nicht in einer geschlechtsspezifischen Abfolge. Sowohl niedrig als auch stark besiedelte Basidiome wiesen eine annähernd gleichmäßige Verteilung der Geschlechter auf. Durch dieses ausgeglichene Geschlechterverhältnis wird eine günstige Ausgangsposition für eine wirksame Paarbildung geschaffen und der Grundstein für eine erfolgreiche Nachkommenschaft gelegt. Zwischen den Käferarten war bei der Besiedlung der Basidiome kein Konkurrenzausschluß einer Käferart durch eine zweite zu ermitteln. Vielmehr scheinen die Fruchtkörper eine allgemein wirkende Attraktivität oder Abstoßung auf die vier untersuchten Käferarten zu besitzen. Dieses Besiedlungsmuster entspricht den Vorstellungen von Populationsökologen, die als Folge einer aggregierende Besiedlungsstruktur die Ermöglichung der Artenkoexistenz in ephemeren und inselartig verteilten Mikrohabitaten annehmen.

4.3 Das Käfer- *Marasmius alliaceus*-Interaktionssystem

Um die Ergebnisse, die anhand der Untersuchung der Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Assoziation gewonnen wurden, zu festigen und mit einem anderen Modellorganismus zu vergleichen, wurde eine weitere Pilz-Käfer-Assoziation untersucht. Da die Ergebnisse der Untersuchung dieses Interaktionssystems in vielen Punkten mit den Ergebnissen der Untersuchung der Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Assoziation übereinstimmen, werden die Einzelergebnisse nicht in der Ausführlichkeit des vorangehenden Interaktionssystems abgehandelt. Vielmehr werden vor allem die Gemeinsamkeiten, abweichende Unterschiede und die Besonderheiten dieses Interaktionssystems in den Vordergrund der Diskussion gestellt.

4.3.1 Allgemeine Käferbesiedlung der *Marasmius alliaceus*-Basidiome

Die Basidiome der zwei Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* unterscheiden sich in mehreren Merkmalen. So verströmt *Marasmius alliaceus* einen charakteristischen hervorstechenden Geruch nach Knoblauch, während *Megacollybia platyphylla* für den Menschen einen eher neutralen Geruch aufweist. Die Basidiome von *Marasmius alliaceus* sind nach den Literaturangaben von BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) und MOSER (1983) mit einem Hutdurchmesser von 2-4cm und auch nach dem in dieser

Studie mit maximal 6,0cm ermittelten Durchmesser erheblich kleiner als die Basidiome von *Megacollybia platyphylla*. Der resultierende Raumnachteil wird zudem durch die wesentlich flacheren Lamellenfächer von *Marasmius alliaceus*, die eine geringere Rückzugs- und Versteckmöglichkeit bieten, verstärkt.

Beide in ihrem Habitus verschiedenen Pilzarten, die der Familie der Tricholomataceae angehören, zeigen jedoch in mehreren Punkten Übereinstimmungen. In dieser Studie wurden die ersten Basidiome im Juli und die letzten Basidiome im Oktober gesammelt. BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) beschreiben eine Fruktifikationsperiode vom Frühsommer bis in den Herbst, und auch GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) bestätigen den langen potentiellen Fruktifikationszeitraum von Juli bis Anfang November. Als Fruktifikationshöhepunkt sind aus der Tabelle von GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) die Monate September und Oktober zu entnehmen. Beide Pilzarten fruktifizieren in geselligen Gruppen an bereits lange Zeit liegendem morschen Buchentotholz in Aststärke. *Marasmius alliaceus* wurde im Waldgebiet Lahnberge nicht nachgewiesen, kam jedoch in den Waldgebieten Niddahänge und Schönbuche vor und bildete vor allem im Waldgebiet Schönbuche ihre Fruchtkörper immer wieder in den gleichen Fruktifikationsclustern wie *Megacollybia platyphylla* aus. Beide Pilzarten besitzen somit Übereinstimmungen in der Phänologie und in ihren Habitatansprüchen. In der Verbreitung unterscheiden sich die beiden Pilzarten ein wenig mehr. Nach den Angaben von BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) und GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) ist die Pilzart *Marasmius alliaceus* durchaus weit verbreitet, ist jedoch nicht so häufig und weist gegenüber der Pilzart *Megacollybia platyphylla* deutlich größere Verbreitungslücken auf.

In der Käferbesiedlung unterschieden sich in dieser Untersuchung die Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* von den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Waren bei *Megacollybia platyphylla* annähernd zwei Drittel der Fruchtkörper mit Käfern besiedelt, so entsprach dieser Anteil bei *Marasmius alliaceus* den nicht besiedelten Basidiomen. Wie die Tabelle 34 und die Abbildung 41 zeigen, ergaben sich auch in der speziellen Besiedlung Unterschiede zwischen den beiden Pilzarten. An den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* wurden lediglich sieben verschiedene Käferarten mit einer insgesamt deutlich geringeren Individuendichte festgestellt. Gleichwohl die Käferbesiedlung deutlich hinter der von *Megacollybia platyphylla* zurückbleibt, so weisen die hohen Konstanz- und Dominanzwerte von *G. gentilis* doch auf eine gezielte Besiedlung und damit auf ein weiteres spezifisches Käfer-Pilz-Interaktionssystem hin. War bei den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen *G. joyioides* die dominierende und besiedlungskonstanteste Käferart, so fiel sie bei den *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern deutlich hinter *G. gentilis* zurück. *O. alternans*, die an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen noch mit *G. gentilis* vergleichbare Besiedlungswerte einnahm, erreichte an den *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern nicht annähernd die Besiedlungsstruktur von *G. gentilis* und wurde wie alle weiteren vorgefundenen Käferarten bei geringer Individuenzahl lediglich ein Mal an den aufgesammelten Basidiomen nachgewiesen. Eine *Atheta*-Phase trat an den *Marasmius alliaceus*-Basidiomen auch unter Betrachtung eines groben Maßstabes nicht auf. Das Fehlen der *Atheta*-Phase dokumentiert, daß sich in

der Verfallsphase der Fruchtkörper keine kennzeichnenden Fäulnisstadien einstellen. Die schwächtigen Basidiome von *Marasmius alliaceus* besitzen in den Hyphen ihrer Fruchtkörpertrama nicht die Wasserspeicherkapazität, um eine starke Fruchtkörperfäulnis hervorzurufen. Insbesondere im Sommer ist die Verfallsphase der Fruchtkörper durch austrocknende Fruchtkörper bestimmt, und selbst im Herbst bei feuchter Witterung, tritt am Basidiom zwar häufig intensiver Befall mit dem Collembolen *Hypogastrura armata* auf, jedoch selten merkbare Fäulnis.

Es ist erstaunlich, daß in den von BENICK (1952), EISELDER (1961, 1963), SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) und RUSCH (1990) ausführlich aufgeführten Artenlisten über Assoziationen zwischen Käfern und Makromyzetenfruchtkörpern, das in dieser Studie anhand von Besiedlungsdaten und dem Vorkommen von Käferlarven dokumentierte spezifische Interaktionssystem zwischen *G. gentilis* und den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* nicht aufgeführt ist. Diese Tatsache verdeutlicht zum einen den noch immer unzureichenden Kenntnisstand über die Interaktionssysteme zwischen Insekten mit den Basidiomen agaricoider Pilze, zum anderen kann dieser Befund auch das schmale Interaktionsfenster zwischen Insekt und agaricoidem Basidiom dokumentieren. Die auf das Assoziationssystem wirkende Habitatdiskontinuität zusätzlich verstärkt durch die vielfach von außen einwirkenden Einflußfaktoren (siehe hierzu Abbildung 75) und die daraus resultierende Besiedlungsvariabilität, laufen augenscheinlich einem einfachen und stetigen Auffinden der spezifischen Assoziationen im Gelände zuwider. Stehen die Verhältnisse einem der beiden Interaktionsorganismen entgegen, so ist die Assoziation nicht ausgebildet. Auf der anderen Seite können Konstellationen, die für beide interagierenden Organismen vorteilhaft sind, zu einem hohen Besiedlungsniveau der Käfer am Basidiom führen. Nachfolgend wird, entsprechend dem *Gyrophana-Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem auch im *G. gentilis-Marasmius alliaceus*-Interaktionssystem einigen Einflußfaktoren in ihrer Wirkung auf das Interaktionsfenster nachgegangen.

Zunächst wird hier der Einfluß des Untersuchungsgebietes betrachtet. Obgleich in beiden Gebieten *Marasmius alliaceus* in größerer Anzahl fruktifizierte, war jedoch im Waldgebiet Schönbuche die Besiedlungskonstanz und die mittlere Käferzahl von *G. gentilis* signifikant geringer als in den Niddahängen. Wie läßt sich dieser Unterschied in der Nutzung der Habitatressource erklären? Eine erste Erklärungsmöglichkeit wäre, daß zu den jeweiligen Zeitpunkten der Fruchtkörperaufsammlungen im Waldgebiet Schönbuche eine Interaktion infolge von ungünstigen Witterungsbedingungen nicht oder nur unzureichend möglich war. Wie im Punkten 4.2.1.2.1.3.1 und Abbildung 74 dargelegt, kann die asymmetrische Wirkung von Niederschlägen hier wirken. Dieser Erklärungsansatz kommt jedoch nicht in Betracht. Schließlich fruktifizierten die Basidiome von *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* zum Teil nicht nur zum gleichen Zeitpunkt, sondern zudem auch im gleichen Fruchtkörpercluster. Während die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome zu diesen Zeitpunkten mit Käfern besiedelt waren, blieben die Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* im Waldgebiet Schönbuche trotz allem zu meist käferfrei.

Im zweite Erklärungsansatz wird der einfachste Fall aufgezeigt, der zu offenbleibenden Habitatressourcen führt. Kommen in einem lokalen Gebiet die potentiellen Ressourcennutzer nicht in ausreichender Populationsgröße vor, so bleiben die Ressourcen vakant. Im Waldgebiete Schönbuche wurde bei der Analyse der Besiedlungsdaten von *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen eine gegenüber den Niddahängen verringertes Vorkommen von *G. gentilis* an den Basidiomen dieser Pilzart festgestellt. Die Besiedlungsdaten der Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* zeigen die Vorrangstellung von *G. gentilis* an diesen Fruchtkörpern. Augenscheinlich ist die Populationsgröße von *G. gentilis* im Waldgebiet Schönbuche zu gering, um die hier zur Verfügung stehende Habitat- und Nahrungsressource zu nutzen. In der Folge ist die in den Niddahängen etablierte Assoziation zwischen *G. gentilis* und Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* im Waldgebiet Schönbuche nur schwerlich nachzuweisen. Welche Hintergründe sich für das aufgezeigte geringe Individuenaufkommen von *G. gentilis* im Waldgebiet Schönbuche trotz der vorhandenen und zudem offenstehenden Habitatressourcen verantwortlich zeichnen, ist schwierig einzuschätzen. Entweder hat *G. gentilis* im Waldgebiet Schönbuche ein nur allgemein geringes Populationsniveau, oder aber die Käferart ist in ihrer Koexistenz mit den anderen Pilzkäfern, eingeschränkt. In den Niddahängen kann *G. gentilis* mit ihrem unter Punkt 4.2.1.2.3.3 diskutierten erweiterten Temperaturoptimum und dem damit einhergehenden Verbreitungszugriff auch auf höher gelegene Areale ein entsprechendes Populationsniveau aufbauen. Ihre Toleranz für tiefere Temperaturen kann sich in den Niddahängen gegenüber der sonst dominanten *G. joyioides* vorteilhaft auswirken. SLATKIN (1974) und LEVIN (1974) geben weitere Hinweise für die Ausbildung von regionalen Unterschieden im Populationsaufkommen bei koexistierenden Arten, die die gleichen Ressourcen teilen. Nach Meinung der Autoren können zwei ähnliche Arten, die regional durchaus in Koexistenz leben, durch unterschiedliche ökologische Ansprüchen an den lokalen Lebensraum und auch durch gebietsabhängiges, ungleichmäßiges Eingreifen von Prädatoren oder Parasiten in lokalen Gebieten in ihrer Koexistenz gestört sein.

Marasmius alliaceus-Basidiome besitzen ebenso wie *Megacollybia platyphylla*-Basidiome mit einem Vorkommen von Juli bis Oktober einen relativ langen potentiellen Fruktifikationszeitraum. Obwohl beide Arten in der Literatur als weit verbreitet beschrieben werden (GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001) weist *Marasmius alliaceus* gegenüber *Megacollybia platyphylla* offensichtlich spezifischere Standortbindungen auf. Unter Punkt 4.1.3 wurde bereits auf das offensichtliche Fehlen von *Marasmius alliaceus* in der Nordeutschen Tiefebene hingewiesen (KRIEGLSTEINER, 1991). Nach BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) fehlt *Marasmius alliaceus* auf sauren und basenarmen Böden, während für *Megacollybia platyphylla* im Hinblick auf eine Mineralversorgung des Bodens keine Ansprüche vorliegen. Durch die Bindung von *Marasmius alliaceus* an morsches Laubholz in Stamm- oder auch Astgröße weist die Pilzart überdies gegenüber *Megacollybia platyphylla*, die zusätzlich auch die Laubstreuschicht besiedelt, ein engeres Substratspektrum auf. Durch die Ausbildung von Rhizomorphen verfügt *Megacollybia platyphylla* zudem über ein effektives Ausbreitungssystem und kann dadurch lokal auf ausgedehntere Substratflächen einwirken

und sich hier etablieren. Diese Kontraste mögen auch mit ausschlaggebend sein, warum *Marasmius alliaceus* in dem Untersuchungsgebiet Lahnberge nicht vorkam. In der Käferbesiedlung fielen die *Marasmius alliaceus*-Basidiome gegenüber den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen deutlich zurück. Lediglich *G. gentilis* trat besiedlungskonstant und mit höheren Individuenzahlen auf und besitzt ein Besiedlungsmuster für die *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper, das als spezifisch klassifiziert wird.

4.3.2 Analysen der Bedeutung und der Auswirkung von Einflußfaktoren auf die Besiedlungsstruktur von *G. gentilis* an Basidiomen von *Marasmius alliaceus*

Auch unter diesem Punkt werden die einzelnen Wirkungseffekte der verschiedenen Einflußgrößen auf das *G. gentilis*-*Marasmius alliaceus*-Interaktionssystem nicht nochmals im Detail besprochen, da sie den Effekten der vorangehenden analysierten Assoziationen weitgehend gleichen. Lediglich Punkte, anhand aus denen sich neue Sachverhalte ergeben, werden nun weiter ausgeführt.

4.3.2.1 Die Einflußgröße Niederschläge

Die zum Zeitpunkt der Aufsammlung fallenden Niederschläge hatten einen Einfluß auf die Besiedlung der Basidiome von *Marasmius alliaceus*. Wie größtenteils bei den vorangegangenen Assoziationen konnten mit *G. gentilis* besiedelte Fruchtkörper eher bei geringeren Regenwerten gesammelt werden. Auch hier ist die Ursache für den Effekt darin zu sehen, daß die Käfer aufgrund ihrer Körpergestalt zwar durchaus eine hohe Luftfeuchtigkeit bevorzugen, jedoch ein Übermaß an freiem Wasser bei den kleinen Insekten zu erheblichen lokomotorischen Einschränkungen führt.

4.3.2.2 Die Einflußgröße Hutfläche

Wie bereits erwähnt, sind die hellbraun bis braunen Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* mit einem maximal gemessenen Hutdurchmesser von sechs Zentimetern und dem dünnen, langgestreckten Fruchtkörperstiel gegenüber den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* im Erscheinungsbild unauffällig. Es wurden keine Effekte gefunden, die auf einen Unterschied zwischen mit *G. gentilis* besiedelten und nicht besiedelten Basidiomen hinsichtlich der Flächengröße des Fruchtkörperhutes hindeuten. Es wurde ferner auch bei den mit *G. gentilis* besiedelten Basidiomen keine positive Korrelation zwischen der Zunahme der Besiedlung und einer ansteigenden Hutfläche ermittelt. Größere Basidiome sind zwar optisch augenfälliger und signalisieren ein in seinen Raumverhältnissen und seiner Pufferungskapazität gegenüber äußeren Einflüssen - wie zum Beispiel Trockenheit - besseres Mikrohabitat. Eine größere Hutfläche von *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern scheint jedoch nach den Besiedlungsdaten keine erhöhte Reizqualität für *G. gentilis* zu besitzen. Interessanterweise zeigte diese Käferart auch bei *Megacollybia platyphylla* keinen Besiedlungseffekt in Hinblick auf die Fruchtkörperhutgröße.

G. gentilis war in dieser Studie die einzige Käferart, die mit dominanten und konstanten Besiedlungswerten sowohl an den großhütigen Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* als auch an den wesentlich kleineren Basidiomen von *Marasmius alliaceus* vorkam. Bei einer Käferart, die eine hohe Bindung zu zwei derartig in ihrer Größe abweichenden Fruchtkörpern besitzt, ist ein sich in den Besiedlungszahlen nicht widerspiegelnder Hutflächengrößeneffekt verständlich. Insgesamt gibt die Beobachtung einen Hinweis darauf, daß nahe verwandte und mit dominierenden Besiedlungswerten die gleiche Ressource nutzende Käferarten bei der Habitatbesiedlung auf den gleichen Parameter unterschiedlich reagieren und somit offensichtlich von artdifferenzierenden Strategien geleitet werden. Auch solche artdifferenzierenden Reaktionen auf Habitatparameter sind als ein Grundbaustein zur Realisation der Artenkoexistenz in ephemeren, diskontinuierlichen Mikrohabitaten zu diskutieren.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß bei *G. gentilis* weder bei den großhütigen *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen noch bei den deutlich kleinhütigeren *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern ein Hutflächengrößeneffekt auftrat. Bei einer Käferart, die eine enge Bindung an zwei Pilzarten mit derartig größenunterschiedlichen Basidiomen aufweist, mag es verständlich erscheinen, daß die Hutflächengröße eine geringere Bedeutung hat.

4.3.2.3 Die Einflußgröße Fruchtkörpergewicht

Konnte bereits bei *Megacollybia platyphylla* kein Zusammenhang zwischen den Besiedlungsdaten von *G. gentilis* mit dem Frischgewicht der Fruchtkörper nachgewiesen werden, so wurde auch bei *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern kein entsprechender Effekt festgestellt. Sowohl die Unabhängigkeit der Besiedlung von *G. gentilis* von der Hutflächengröße als auch der bereits bei dem *Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem angesprochene gegenläufige Wirkungseffekt zwischen zunehmendem Frischgewicht und besiedlungshemmender Anlagerung von Wasser bei stärkeren Niederschlägen lassen sich hier als Erklärung anfügen.

4.3.2.4 Die Einflußgröße Schneckenfraß

Auch bei der *G. gentilis*-*Marasmius alliaceus*-Assoziation wurde entsprechend den Pilzkäfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystemen ein positiver Zusammenhang zwischen Schneckenfraß am Basidiom und der Käferbesiedlung festgestellt. Es trat jedoch auch in dieser Assoziation keine Korrelation zwischen zunehmendem Schneckenfraß und erhöhter Käferbesiedlung auf. Als Erklärungsansätze für den Sachverhalt, daß Basidiome im Mittel stärker von Schnecken befallen waren als die unbesiedelten, wurden bei der Erörterung der Pilzkäfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssysteme zwei Aspekte diskutiert. Die Möglichkeit eines sekundären Zusammenhanges mit dem Alterszustand und somit mit der Präsenz des Fruchtkörpers wurde angeführt. Die Pilzkäfer sind aufgrund ihrer mykophagen-sporophagen Ernährungsweise insbesondere an die reichhaltig sporulierenden Pilzfruchtkörper der Optimalphase gebunden. Es ist nun leicht einsichtig, daß diese Fruchtkörper mit fortdauernder Präsenz auch einem zunehmenden Befall durch

Schneckenfraß ausgesetzt sind. Eine zweite Erklärungsmöglichkeit greift die von den Fruchtkörpern ausgehenden Geruchsstoffe auf. Durch den Schneckenfraß werden die äußeren Abschlußschichten des Fruchtkörperplektenchyms verletzt. An diesen aufgerissenen Austrittspforten können nun die leicht flüchtigen Geruchsstoffe, wie sie von RAPIOR *et al.* (1997) für *Marasmius alliaceus* nachgewiesen wurden, intensiver abströmen. Das olfaktorische Informationssignal wird verstärkt und *G. gentilis* kann in der Folge die Reizquelle besser detektieren. Da jedoch auch das Substratmyzel einen beständigen Knoblauchsgeruch, der sich auf die aliphatischen Sulfide (RAPIOR *et al.*, 1997) gründet, ausströmt, bleibt die Frage offen, ob und welche Substanzen eine olfaktorisch gerichtete Annäherung an die Basidiome steuern. Insgesamt wurden von RAPIOR *et al.* (1997) im Verfahren einer Headspace-Analyse bei *Marasmius alliaceus*-Basidiomen 28 verschiedene leicht flüchtige Stoffe nachgewiesen. Mit 3-Methylbutanal wurde unter anderem in größerer anteiliger Menge eine Substanz dokumentiert, die vom menschlichen Geruchssinnessystem als fruchtig riechend eingestuft wird. Somit können Einzelsubstanzen, eine definierte Mischung verschiedener Geruchskomponenten oder ein durch endogene oder exogene Metabolisierungsprozesse veränderter Pilzgrundstoff die olfaktorische Reizquelle bilden.

4.3.2.5 Die Einflußgröße Dipteralarvenfraß

Im Gegensatz zu dem äußere Schäden verursachenden Schneckenfraß verursacht der Fraß von Dipteralarven zumeist Schäden in der inneren Fruchtkörpertrama. Insofern werden hier nicht, wie durch den Schneckenfraß, klar erkennliche Abströmfenster für flüchtige Geruchsstoffe aufgerissen. In der Betrachtung der Besiedlungsstruktur von *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* war kein Besiedlungseffekt hinsichtlich der durch Dipteralarvenfraß verursachten Schäden festzustellen. Aufgrund des geringen Anteils an „weichfleischigem“ Plektenchym bei den schwächtigen Basidiomen von *Marasmius alliaceus* sind die Fruchtkörper dieser Pilzart eher selten und dann zumeist nur mit einzelnen Dipteralarven besiedelt. Der verursachte Fraßschaden war insofern zumeist nur schwach ausgebildet, so daß das Ausbleiben eines Besiedlungseffektes hier nicht überrascht.

4.3.2.6 Die Einflußgröße Fruchtkörperalter

Bei der Beurteilung der Einflußgröße des Fruchtkörperalters ist bei dieser Pilzart auf eine Besonderheit hinzuweisen. Die Basidiome können in begrenztem Maß im Verlauf ihrer Fruktifikation einem Wechselspiel zwischen trockener und feuchter Witterung folgen. Die Fruchtkörper können einen gewissen, bei Trockenheit einsetzenden Wasserverlust überdauern. Bei wieder einsetzender Feuchtigkeit quellen die Basidiome, sofern diese nicht durch den Wasserverlust zu stark geschädigt wurden, wieder funktionstüchtig auf und eine Sporulation kann erneut einsetzen. Hierdurch ist nicht nur die Optimalphase erweitert, sondern auch eine genaue Zuordnung der Fruchtkörper in die zweite oder dritte Alterskategorie erschwert. Da überdies die Fruchtkörper außer bei anhaltender feuchter Witterung kaum die Tendenz zu einer eindeutig kennzeichnenden Verfallsphase zeigen, wurden nur wenige Fruchtkörper dieser Phase gesammelt.

In der Untersuchung wiesen die besiedelten Basidiome gegenüber den unbesiedelten Fruchtkörpern im Mittel einen signifikant höheren Alterskategoriewert auf. Dies zeigt, daß *G. gentilis* wie bei den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* auch bei *Marasmius alliaceus* vermehrt an den in der Entwicklung fortgeschrittenen Fruchtkörpern gefunden wurde. Gleichfalls wie bei *Megacollybia platyphylla* spezifiziert die Analyse der Einzelvergleiche der drei Alterskategorien diese Aussage für auftretende Besiedlungsunterschiede zwischen der Aufschirmphase und Optimalphase. Wie bereits bei Betrachtung des Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystems ausgeführt wurde, ist aufgrund der mykophagen-sporophagen Ernährungsweise von *G. gentilis* eine Basidiombesiedlung aus ernährungsphysiologischer Sicht erst in der Optimalphase bei einsetzender Basidiosporenproduktion zu erwarten, da erst zu diesem Zeitpunkt die Nahrungsaufnahme am Basidiom unmittelbar erfolgen kann.

4.3.2.7 Zusammenfassende Betrachtung der Einflußwirkung abiotischer und biotischer Faktoren auf das Interaktionssystem zwischen *G. gentilis* und den Basidiomen von *Marasmius alliaceus*

In diesem Punkt sind zur erleichterten Übersicht nochmals die untersuchten auf die Käfer-Pilz-Assoziation einwirkenden Einflußfaktoren mit ihrer die Besiedlungsstruktur der Käfer modifizierenden Disposition in Tabelle 69 aufgeführt.

Tabelle 69: Zusammenfassende Betrachtung der untersuchten abiotischer und biotischer Einflußfaktoren in ihren Auswirkungen auf die Besiedlungsstruktur von *G. gentilis* in dem *G. gentilis*-*Marasmius alliaceus*-Interaktionssystem. N: Niddahänge, S: Schönbuche, +: reliabler Effekt, 0: kein Effekt bzw. keine Korrelation; Ap: Aufschirmphase, Op: Optimalphase, Vp: Verfallsphase; reliable Ergebnisse sind grau unterlegt, k.A.: keine Analyse.

	Einflußfaktor	Förderung der Besiedlung	Besiedlungsstruktur	Korrelation
<i>G. gentilis</i>	Gebiet (N, S)	+	N>S	k. A.
	Niederschläge	+	besiedelte Fruchtkörper bei geringeren Niederschlagswerten	k. A.
	Hutflächengröße	0	0	0
	Fruchtkörpergewicht	0	0	0
	Schneckenfraß	+	besiedelte Fruchtkörper mit höheren Schneckenfraßschädigungen	0
	Dipteralarvenfraß	0	0	0
	Fruchtkörperalter	+	besiedelte Fruchtkörper mit höherem Alterskategoriewert	Ap < Op Ap ≤ Vp Op = Vp

4.3.2.8 Populationsbiologische Einflußgrößen bei der Käferansiedlung an den *Marasmius alliaceus* Basidiomen

In den nachfolgenden beiden Punkten werden die populationsbiologischen Parameter der Aggregation und des Geschlechterverhältnisses von *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* näher beleuchtet. Da *G. gentilis* sich in der Untersuchung als einzige besiedlungsspezifische Art an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* zeigte, wurde bei

den gegebenen Besiedlungsdaten einer interspezifischen Konkurrenzsituation nicht nachgegangen.

4.3.2.8.1 Die Aggregation

Wie bei den Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystemen wurden die tatsächlichen Ereignishäufigkeiten der Individuenzahlen von *G. gentilis* an den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* mit einer Zufallsverteilung, in der sich die Käfer völlig unabhängig voneinander auf den Basidiomen verteilen würden, verglichen. Auch in diesem Interaktionssystem zeigte sich eine hohe Anzahl von Habitatressourcen unbesiedelt und blieben somit offen. Eine Anzahl von Basidiomen war mit nur wenigen Käfern besiedelt, während eine weitere Anzahl eine überdurchschnittliche Käferbesiedlung aufwies. Auch hier spiegelt diese Besiedlungsstruktur das Element der Aggregation wider. Diese Besiedlungsstruktur weist darauf hin, daß auch in dieser Käfer-Pilz-Assoziation Raum-Zeit-Fenster vorhanden sind, in denen eine hohe und effektive Käferbesiedlung an den *Marasmius alliaceus*-Basidiomen möglich ist. Solche Raum-Zeit-Fenster öffnen sich und ermöglichen die aggregierende Insektenbesiedlung an den Basidiomen, wenn die Bedingungen der vielfältigen auf das System einwirkenden Parameter für die interagierenden Organismen auf beiden Seiten ein günstiges und synchronisiertes Niveau erreichen.

4.3.2.8.2 Das Geschlechterverhältnis

Wie im vorhergehenden Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem wurde auch in dieser Assoziation in allen drei unterschiedenen Häufigkeitskategorien ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis von *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* registriert. Da auch hier die Ergebnisse mit den Ergebnissen aus der Untersuchung der Käfer-*Megacollybia platyphylla*-Interaktionssysteme übereinstimmen, soll an dieser Stelle nur kurz festgehalten werden, daß sowohl dieses Ergebnis als auch Freilandbeobachtungen zeigen, daß *G. gentilis* die *Marasmius alliaceus*-Basidiome als „mating arena“ nutzt. Sowohl bei geringer als auch bei hoher Käferzahl am Basidiom findet sich ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis, so daß in beiden völlig unterschiedlichen Positionen eine erfolgreiche und effektive Paarung erfolgen kann. Die sich bereits bei geringen Käferzahlen am Fruchtkörper einstellende Gleichverteilung der Geschlechter verdeutlicht auch in diesem Interaktionssystem eine nicht geschlechtsspezifische Abfolge bei der Basidiombesiedlung.

4.3.3 Zusammenfassung Käfer-*Marasmius alliaceus*-Interaktionssystem

Die Ergebnisse der Besiedlung von *Marasmius alliaceus*-Basidiomen zeigen eine geringer ausgeprägte Käferbesiedlung dieser Fruchtkörper im Vergleich zu *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen. Diese geringe Besiedlung ist wahrscheinlich auf artspezifische Eigenschaften der Basidiome zurückzuführen. Als einzig individuenreiche und besiedlungskonstante Käferart wurde *G. gentilis* nachgewiesen, die ebenfalls die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* als eine von vier Charakterarten als Mikrohabitat nutzt. Die im *Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem betrachteten, möglichen interspezifischen Konkurrenzsituationen traten

bei *Marasmius alliaceus* somit nicht auf. Bei den abiotischen, die Interaktion beeinflussenden Faktoren, und auch bei den biotischen Einflußfaktoren zeigten sich vergleichbare Effekte in beiden betrachteten Interaktionssystemen. Es kann somit davon ausgegangen werden, daß es sich bei den Interaktionseffekten nicht um pilzartspezifische Mechanismen handelt. Obwohl nicht ausgeschlossen werden kann, da die gleiche Käferart an Basidiomen beider Pilzarten betrachtet wurde, daß es sich bei den beobachteten Einflüssen um spezifische Reaktionen von *G. gentilis* handelt, ist es doch eher wahrscheinlich, daß die auftretenden Besiedlungsmuster die hier behandelten Käfer-Pilz-Interaktionssysteme allgemein charakterisieren. Diese Annahme wird durch die Untersuchungsergebnisse bestätigt, die zu den weiteren an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen vorkommenden Käferarten vorliegen. In der nachfolgenden Diskussion wird diesen allgemeinen Mechanismen näher nachgegangen.

4.4 Die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* - zwei grundverschiedene Ressourcen für basidiombesiedelnde Insekten?

Es wurde aufgezeigt, daß die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit hohen Dominanz- und Konstanzwerten von Arten der Gattung *Gyrophana* besiedelt werden. In diesem Punkt wird diskutiert, welche Grundlagen sich anführen lassen, daß die *Gyrophanae* zwei derartig in ihrem äußeren Habitus unterschiedliche Pilzfruchtkörper als Mikrohabitat nutzen.

Bei einer äußeren Betrachtung der beiden Fruchtkörper werden die Größenunterschiede und auch die Unterschiede im Habitus augenfällig. Die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* sind mit einem Stiel, der zwischen ein bis drei Zentimeter im Durchmesser mißt und einem im Durchmesser zwischen acht bis zu 20 Zentimeter großen Fruchtkörperhut durchaus als massigere Fruchtkörper agaricoider Pilze zu bezeichnen. Im Vergleich hierzu bieten die *Marasmius alliaceus*-Basidiome ein völlig anderes Erscheinungsbild. Auf einem bisweilen sehr langen (bis zu 18cm), dafür um so dünneren Stiel, der lediglich drei bis fünf Millimeter im Durchmesser mißt, sitzt ein wesentlich kleinerer Fruchtkörperhut, der selbst bei guter Wasserversorgung kaum größer als vier bis fünf Zentimeter im Durchmesser wird.

Trotz dieser Unterschiede machen sich bei genauerer Betrachtung der beiden Pilzarten eine Anzahl von Grundgemeinsamkeiten bemerkbar, die dazu beitragen eine stetige und spezifische Fruchtkörperbesiedlung durch die *Gyrophana*-Arten zu gewährleisten. Beide Pilzarten sind - mit leichten Abstrichen bei *Marasmius alliaceus* - in Deutschland weit verbreitet und häufig (GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001). Auch in dieser Untersuchung waren beide Pilzarten mit größerer Fruchtkörperabundanz in den untersuchten Waldgebieten zu finden. Wie die Untersuchung zeigte und auch die phänologischen Angaben bei GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) bestätigen, verfügen beide Pilzarten, über einen außergewöhnlich langen potentiellen Fruktifikationszeitraum. In ihrem Fruktifikationsverhalten lassen sich beide

Pilzarten dem in dieser Studie aufgestellten *Megacollybia platyphylla*-Typus (siehe Punkt 4.1.5) zuordnen. Insbesondere die im Jahresverlauf frühzeitig - in den Monaten Juni, Juli - einsetzende Fruchtkörperbildung bietet den Pilzkäfern eine Ressourcenquelle in Monaten, in denen die Fruktifikation agaricoider Pilze noch wenig ausgebildet ist und erst ihrem eigentlichen Höhepunkt im September, Oktober entgegenstrebt. Die raumbegrenzte und gesellige Fruchtkörperbildung in Fruchtkörperclustern bietet den Pilzkäfern im Waldgebiet verstreut liegende, jedoch lokale Attraktionszentren, die das Auffinden der Habitat- und Nahrungsressource erleichtern. Beide Pilzarten sind in ihrer Lebensweise vornehmlich an Buchentotholz gebunden (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1991; GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001). In dieser Studie kennzeichneten sich die Fruktifikationsorte der beiden Pilzarten insbesondere durch morsches, am Boden liegendes Buchenasttotholz, das häufig von größeren Moospolstern überzogen war (siehe hierzu auch Abbildungen 21 bis 23 und Abbildung 24). Sowohl Totholz als auch Moos können als Wasserspeicherorgane nicht nur den Käferansiedlungsort mit einem gleichmäßigen luftfeuchten Mikroklima versorgen, sondern zusätzlich auch den Pilzfruchtkörpern als Wasserreservoir dienen und dadurch eine längere und ausgeglichene Fruchtkörperpräsenz ermöglichen. Das Totholz kann überdies eine ausreichende Substratressource für eine mehrmalig wiederholte Fruchtkörperbildung bieten. Eine derartige, über die Jahre und innerhalb eines Jahres wiederkehrende Fruktifikation wurde in dieser Studie bei *Megacollybia platyphylla* in einzelnen Fruchtkörperclustern festgestellt, die sich neben günstigen mikroklimatischen Standortverhältnissen auch durch einen hohen Vorrat an Buchenasttotholz auszeichneten. Schließlich kennzeichnen sich beide Basidiome durch auffällig weit auseinanderstehende Lamellen. Das gegenseitige Verkleben der Lamellen bei wasserübersättigtem Plektenchym, in deren Folge die Pilzkäfer zu Schaden kommen können, ist hier gemindert. Beide Pilzarten kennzeichnen sich zudem durch Basidiome, die in der Verfallsphase im Vergleich zu Pilzarten wie *Pholiota* spp. oder *Armillaria mellea* agg. nur abgeschwächte Tendenzen zur Faulstoffentwicklung aufweisen. Durch diesen Alterungsprozeß ist das Besiedlungsfenster für die faulstoffempfindlichen *Gyrophana*-Arten erweitert.

Trotz der habituellen Unterschiede in den Basidiomen und den bestehenden Kontrasten in der Substratbindung und der Verbreitung (siehe Punkt 4.3.1) zwischen *Marasmius alliaceus* und *Megacollybia platyphylla* finden sich bei beiden Pilzarten Grundgemeinsamkeiten, die letztlich wohl ausschlaggebend sind, warum die Basidiome der beiden agaricoide Pilzarten bevorzugte Habitatressourcen für die Pilzkäfer sind. Die Fruchtkörperabundanz, die im Jahresverlauf frühzeitig einsetzende Fruktifikation, die in einen lang anhaltenden potentiellen Fruktifikationszeitraum mündet, die Eigenschaft, im Alterungsprozeß vergleichsweise schwache Fäulnis zu entwickeln, und die Substratbindung an Totholz scheinen herausragende Charakteristika der Pilzarten zu sein, die günstige Voraussetzungen für die dauerhafte Assoziation zwischen Pilzkäfern und Fruchtkörpern schaffen.

4.5 Zusammenfassende Besprechung der verschiedenen Einflußfaktoren in ihrer Wirkung und Bedeutung auf die Käfer-Pilz-Interaktionen

Es wurde herausgestellt, daß die Basidiome agaricoider Pilze auf einer Zeit-Raum-Skala eine ephemere und kaum kalkulierbare Ressource für die hier vorkommenden Insekten sind. Allerdings sind aufgrund des unterschiedlichen Fruktifikationsverhaltens und somit hinsichtlich einer Fruchtkörperpräsenz bei den agaricoiden Pilzen artspezifische Unterschiede zu berücksichtigen. Der *Megacollybia*-Fruktifikationstypus und der *Pholiota*-Fruktifikationstypus wurden in dieser Studie als gegenüberstehende grundverschiedene Elemente herausgearbeitet.

Letztlich unterliegt die Etablierung von Insekten-Pilz-Interaktionssystemen jedoch nicht nur dem Fruktifikationsverhalten, sondern auch einer weiteren Anzahl von Einflußgrößen, die beständig auf das System einwirken. Derartige Parameter sind bei der Bildung der hier behandelten Käfer-Pilz-Assoziationen von großer Bedeutung, da sie einzeln, entgegengesetzt oder sogar synergistisch auf die beteiligten Organismen der Interaktion einwirken können und einen förderlichen oder restriktiven Einfluß entfalten. In den zwei Tabellen 68 und 69 wurde die Wirkung unterschiedlicher Parameter auf die Käferbesiedlung an den agaricoiden Basidiomen zusammenfassend herausgestellt. Insbesondere am Faktor Niederschläge wird die kritische Wirkung dieser Parameter bei der Etablierung der hier vorgestellten Käfer-Pilz-Assoziationen pointiert. Das Besiedlungsmuster einer erhöhten Fundzahl käferbesiedelnder Basidiome bei durchschnittlich geringeren Niederschlagswerten spiegelt die asymmetrische Wirkung eines Parameters auf die in der Assoziation interagierenden Organismen wider und verdeutlicht eindrucksvoll die Labilität des Interaktionssystems zwischen Insekten und agaricoiden Basidiomen gegenüber äußeren Einflußfaktoren. Auf der einen Seite nimmt die Pilzfruktifikation unter dem Einfluß der Niederschläge zu. Auf der anderen Seite sind bei starken Niederschläge die nun vermehrt aufkommenden Habitatressourcen für die basidiombesiedelnden Insekten nicht erreichbar. Die herausragende Bedeutung des aktuellen Witterungsgeschehens in ihrem Einfluß auf die Besiedlungsstruktur der Insekten an agaricoiden Pilzfruchtkörpern dokumentieren auch WORTHEN *et al.* (1995) mit ihrer Studie über mykophag Diptera an Fruchtkörper von *Agaricus bisporus* (Lge.) Imbach. Die Autoren zeigen, daß die Feuchtigkeitssituation einen Einfluß auf die Abundanz und die Diversität der Fliegen an den Basidiomen hat. Dabei kann die aktuelle Witterung die mikroklimatischen Gegebenheiten an der lokalen Habitatressource überlagern und zu entsprechenden Veränderungen in der Insektenbesiedlung führen. Diese Veränderungen können beispielsweise auf einen verstärkten Einfall von Prädatoren zurückgehen, die unter den aktuellen Witterungsgeschehen für sie optimale äußere Bedingungen vorfinden. Da eine spezifische Prädation der Pilzkäfer in dieser Studie in Freilandbeobachtungen nicht festgestellt wurde, ist dieser sekundär auf die Witterungsverhältnisse zurückgehende Einflußfaktor in den betrachteten Fällen jedoch zu vernachlässigen.

In Abbildung 75 sind nochmals die verschiedenen Parameter, die beständig in unterschiedlicher Konstellation auf die Assoziation einwirken und für die Etablierung der Insekten-Pilz-Interaktionen von Bedeutung sind, in sieben übergeordneten Einheiten zusammengefaßt. Interdependenzen, die naturgemäß zwischen den Einzelfaktoren wirken, sind zur besseren Übersicht im Schema weggelassen worden.

Im Faktor Verbreitungsareal wird als Grundvoraussetzung für die Realisation der Interaktion hinterfragt, ob die Organismen im Gebiet überhaupt innerhalb einer Zeit- und Raum-Skala gemeinsam vorkommen. Die in dieser Studie festgestellte karge Besiedlung der *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper im Untersuchungsgebiet Schönbuche könnte auf eine geringe lokale Populationsgröße von *G. gentilis* in ebendiesem Gebiet zurückgehen. Die Arealstruktur betrachtet, ob ein lokales Areal die notwendigen Voraussetzungen bietet, um das Zusammenspiel der Assoziationspartner zu ermöglichen. In dieser Untersuchung boten kleinräumige Strukturen, die aus dem beschatteten Kronenbereich gestürzter Buchen bestanden, beispielsweise eine geeignetes Umfeld, um eine stetige *Megacollybia platyphylla*-Fruchtifikation zu gewähren und somit eine Grundvoraussetzung für eine effiziente Pilzkäferbesiedlung zu schaffen. Auf die Bedeutung des Fruktifikationstypus' als weiterer Grundbaustein der Insekten-Pilz-Assoziation wurde durch die unterschiedliche Typisierung der *Megacollybia platyphylla*- und *Pholiota*-Basidiome hingewiesen. Der Fruktifikationstypus der Pilzart, der sich durch Faktoren wie Fruktifikationsstetigkeit, Zeitdauer der Fruchtkörperpräsenz, Abundanz der Basidiome und Struktur der Fruchtkörper charakterisiert,



Abbildung 75: Raum-Zeit-Fenster der Interaktion zwischen Insekten und Pilzen. Durch zahlreiche Einflußfaktoren wird das durch die Fruchtkörperpräsenz determinierte Interaktionsfenster je nach Wirkung der Faktoren erweitert oder verschmälert. Bei der Betrachtung der Weite des Raum-Zeit-Interaktionsfensters ist zu beachten, daß nur dann eine Etablierung der Interaktion erfolgen wird, wenn sich eine Anzahl von Faktoren in einem für die Interaktion geeigneten Zustand befinden und diese Faktoren zusammenwirken. Interdependenzen, die zwischen den Einzelfaktoren auftreten, wurden im Schema zur besseren Übersicht nicht eingezeichnet.

enthält die wichtigen Parameter, die die Ressourcenverfügbarkeit der stationären Phase im Interaktionssystem beschreibt. Es wurde aufgezeigt, daß fruchtkörperspezifische Faktoren wie der Wasserhaushalt, das Fruchtkörperalter, die Basidiomgröße oder auch Fraßschädigungen am Basidiom die Käferbesiedlung beeinflussen. Schließlich wurde auch dargelegt, wie die Käfer durch populationsbiologische Parameter die erfolgreiche Besiedlung der kurzlebigen und diskontinuierlichen Ressourcenquelle beeinflussen. Die Faktoren der Aggregation, der Koexistenz und das ausgeglichene Geschlechterverhältnis am Basidiom wurden als wichtige Grundvoraussetzung für das Artenüberleben der Käfer bei ihrer spezialisierten Habitatwahl herausgestellt. Schließlich sind noch käferspezifische Faktoren anzuführen, die in dieser Untersuchung jedoch nur indirekt oder bisher noch nicht näher betrachtet wurden. Das Diskriminierungspotential der Käfer, ihre Vitalität und Nährstoffverwertung, die Mobilität und auch eine Faulstoff- und Pathogenresistenz sind hier sicherlich entscheidende Faktoren, um das Überleben einer Käferart in dem sich rasch verändernden Milieu der agaricoiden Pilzfruchtkörper zu ermöglichen. Insbesondere die klimatischen Faktoren, das Makro- und Mikroklima sind entscheidende Elemente für die Etablierung der Interaktionssysteme, da sie sowohl direkt auf die Fruchtkörper, als auch direkt auf die Pilzkäfer einwirken. Die Bedeutung des Mikroklimas wurde durch die differenzierte Käferbesiedlung bei beschatteten und unbeschatteten Fruchtkörperclustern betont. Am Beispiel der Niederschläge wurde anschaulich dargelegt, daß das Makroklima gleichfalls direkt als restriktives oder förderndes Element die Zusammenkunft der Organismen zum Bisystem entscheidend beeinflußt. Infolge der zahlreichen Einflußfaktoren ist das Interaktionsfenster zwischen den Pilzkäfern und den agaricoiden Pilzen schmal. In Abbildung 75 wird dies durch die Schnittmenge der beiden Organismen angedeutet.

Durch die Vielzahl der auf die Assoziation einwirkenden Faktoren wird die Variabilität des Interaktionssystems verstärkt und ist als deren bedeutsames Charakteristikum anzusehen. Ebenso wie die unter Punkt 4.2.1.1 aufgezeigte Vielgestaltigkeit der Fruchtkörperentwicklung weist sie jedoch sowohl positive als auch negative Aspekte auf. Wurde die Vielgestaltigkeit der Fruchtkörperentwicklung als Basis für eine vielfältige Artenansiedlung von Insekten mit unterschiedlicher Lebensweise angeführt, so wird die hier aufgezeigte Variabilität nicht nur als ein das Besiedlungsfenster einschränkendes Element, sondern auch als eine Voraussetzung für die Artenkoexistenz der basidiombesiedelnden Insekten im gleichen Mikrohabitat betrachtet. Wie HANSKI (1987a, b) darlegt, ist die räumliche und saisonale Verteilung einer Ressource bedeutsam für das Überleben der an dieser Ressource vorkommenden verschiedenen Insektenarten, da durch die variable räumliche und zeitliche Verteilung der Ressource auch konkurrenzschwächere Insektenarten eine realisierbare Nische finden können. In diesem Sinn wird nun im vorliegenden Beispiel die Erreichbarkeit einer Ressource zusätzlich durch die in vielgestaltiger Form einwirkenden Parameter modifiziert und erhält in ihrer Verfügbarkeit für die basidiombesiedelnden Käfer eine besiedlungsdifferenzierende Plastizität.

Im Zusammenhang mit den vielfältigen Faktoren, die auf die untersuchten Interaktionssysteme einwirken, und der hierdurch bedingten hohen Variabilität der Systeme,

die trotzdem eine Stabilität und spezifische Interaktionsmechanismen aufweisen, bietet sich ein Blick auf bestehende ökologische Modelle an. Es läßt sich festhalten, daß die vielzählig aufgestellten Modellsysteme auf mathematisch formaler Grundlage in der Ökologie durchaus geeignet sind, einige Effekte aus dem Zusammenleben von Organismen auf einer theoretischen Basis zu repräsentieren, um hieraus neue Gedankengänge zu generieren. Insgesamt wird jedoch mit den verflochtenen Strukturen der Käfer-Pilz-Interaktionssysteme, die durch rückkoppelnde Effekte zusätzlich an Komplexität gewinnen, anschaulich dargelegt, daß einfache lineare mathematische Modelle, wie beispielsweise das sich auf Konkurrenzsituationen beziehende Lotka-Volterra-Modell, die in Interaktionssystemen vorhandenen Strukturen letztlich nur unzureichend beschreiben können. So machte HANSKI (1981) darauf aufmerksam, daß die im Lotka-Volterra-Modell getätigte Annahme einer linearen, für alle Individuen einer Population gleichen Wachstumsrate die natürlichen Verhältnisse nicht widerspiegelt, da hier die auftretenden Schwankungen in den Populationsdichten nicht berücksichtigt sind. Letztlich werden jedoch selbst mit der Einführung eines diese Populationsschwankungen berücksichtigenden Parameters in die mathematischen Konkurrenzmodelle, wie ihn HANSKI (1981) vorschlägt, die natürlich auftretenden Prozesse in den hier untersuchten Käfer-Pilz-Interaktionssystemen nur unbefriedigend repräsentiert. Um die Vielfalt der Interaktionsmechanismen in der hier behandelten Insekten-Pilz-Assoziation anschaulich vor Augen zu führen, wird am Ende der Diskussion der Lebenszyklus der *Gyrophæna*-Arten an den *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen dargelegt, der die vielzähligen in dieser Studie aufgezeigten Interaktionselemente der Assoziation integriert.

4.6 Die Flugkäfigversuche zur Analyse des Ansiedlungsverhaltens der Käfer an den Basidiomen agaricoider Pilze

In den nachfolgenden Punkten werden die Ergebnisse der Flugkäfigstudien besprochen. Aufgrund der heterogenen Ergebnisse wird auch auf einige Probleme des gewählten Versuchsansatzes eingegangen. Mit den Flugkäfigversuchen wurde zwei verschiedenen Fragekomplexen nachgegangen. Im ersten Vorhaben wurde untersucht, ob unter den Bedingungen des Experimentaldesigns der Flugkäfigversuche überhaupt eine Diskriminierung der dargebotenen Basidiome durch die *Gyrophænae* erfolgt und eine Fruchtkörperbesiedlung ausgelöst werden kann. In einem zweiten Untersuchungsaspekt wurde anhand verschiedener experimenteller Manipulationen versucht, weitere Erkenntnisse über die Struktur und den Ablauf der Käferbesiedlung an den Basidiomen zu gewinnen.

4.6.1 Analyse der Basidiombesiedlung durch *Gyrophæna* spp. in den Flugkäfigversuchen

In den nächsten Punkten werden die verschiedenen Fragestellungen diskutiert, die in den Flugkäfigversuchen untersucht wurden. Diese betreffen das Diskriminierungspotential, Besiedlungspräferenzen von Basidiomen unterschiedlicher Qualität und unterschiedlicher Pilzarten und die Geschlechterverteilung der Käfer an den dargebotenen Fruchtkörpern.

4.6.1.1 Das Diskriminierungspotential der Käfer für die im Flugkäfig dargebotenen Basidiome

Ein Ziel der Flugkäfigversuche war es, die Frage zu beantworten, ob die eingesetzten *Gyrophæna*-Arten in der Lage waren, die dargebotenen Basidiome gegenüber der Umgebungsfläche zu diskriminieren und sie diese dann gezielt aufsuchen. Die Ergebnisse der Experimente zeigen eine deutliche Ansammlung der Tiere auf der Fläche der Pilzfruchtkörper im Vergleich zu der Verteilung auf der Umgebungsfläche. Durch diese Ansammlung der Käfer wird belegt, daß die *Gyrophænae* insgesamt und auch geschlechtsgetrennt die dargebotenen Zielbasidiome im Raum der Flugkäfige erfolgreich diskriminieren können. Lediglich bei der Käferart *G. affinis* konnte diese positive Diskriminierung der Fruchtkörper nicht bestätigt werden. Dieses Ergebnis läßt sich jedoch auf die insgesamt sehr geringe Individuenzahl dieser Art in den einzelnen Flugkäfigversuchen, die annähernd den natürlichen Dominanzverhältnissen an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen entsprach, zurückführen.

Obwohl die Flugkäfigversuche bei *G. gentilis* und *G. joyioides* eine hohe Basidiomdiskriminierung erbrachten und sich somit ein positives Ergebnis abzeichnet, das für eine vielversprechende Durchführung der Experimente spricht, ergab sich in den einzelnen Experimenten eine hohe Variabilität in den Ansiedlungserfolgen der Käfer an den dargebotenen Zielbasidiomen. Es muß daher festgehalten werden, daß die in den einzelnen Flugkäfigexperimenten eingesetzten *Gyrophænae* die dargebotenen Basidiome zum Teil in nur geringer Quote von deutlich unter 50 Prozent, dann jedoch auch mit außergewöhnlich hoher Quote von über 80 Prozent besiedelten. Nachfolgend sollen nun mögliche Hintergründe diskutiert werden, die die auffallenden Unterschiede in den einzelnen Besiedlungskontingenten erklären können.

Ein erster Erklärungsansatz für die heterogene Basidiombesiedlung hängt mit der ebenfalls in den Einzelexperimenten stark variierenden Sterblichkeitsrate der Käfer zusammen. Das im Anhang in Abbildung A3 dargestellte Histogramm hebt auffallend große Unterschiede in der Sterblichkeitsrate der Käfer zwischen den einzelnen Versuchen hervor. Der zu Versuchsende festgestellte Anteil toter Käfer schwankte zwischen null und 90 Prozent, obwohl in den Flugkäfigversuchen nur Käfer eingesetzt wurden, die nach einer Begutachtung keine äußerlichen Schäden aufwiesen und voll vital erschienen. In den Versuchen wurden zudem nur Pilzfruchtkörper der Optimalphase und somit keine faulenden Basidiome eingesetzt. Lediglich die Anzahl der dargebotenen Basidiome unterschied sich mit zwei bis fünf zwischen den einzelnen Experimenten. Ein zweiter Erklärungsansatz könnte in dem

Sachverhalt gesehen werden, daß die Käfergruppen eines Experimentes zwar immer geschlossen aus dem Freiland oder nach Laborhaltung in die Flugkäfigversuche eingesetzt wurden, sich die Individuen jedoch in einem unbekannten physiologischen Entwicklungszeitpunkt befanden. Zwischen den Einzelexperimenten differierende Entwicklungszustände der *Gyrophanae* könnten das Käferverhalten grundsätzlich verändert und somit auch die analysierte Ansiedlung an den Basidiomen unterschiedlich beeinflußt haben.

In den Flugkäfigen könnten sich nun bedingt durch eine beschleunigte Fruchtkörperzersetzung, die wiederum auf die Präsentationsart der Fruchtkörper zurückzuführen ist, toxische Faulgase in so hohen Konzentrationen angereichert haben, daß die Käfer abstarben. Insgesamt war in den Flugkäfigen am Ende eines Experimentes deutlich ein von den Basidiomen herrührender Fäulnisgeruch wahrzunehmen. Durch den geschlossenen Aufbau der Flugkäfige konnten sich bildende Faulgase nicht entweichen, sondern akkumulierten im Luftraum des Quaders. Es ist daher anzunehmen, daß fruchtkörperabhängige Schwankungen in der Faulgasproduktion und möglicherweise auch Unterschiede in der Käfervitalität die Ursachen für die divergierenden Anteile toter Käfer zwischen den Einzelexperimenten sind.

Die sich im Flugkäfig ansammelnden, von den präsentierten Basidiomen freigesetzten Faulstoffe könnten nun die olfaktorische Orientierung der Käfer zu den Basidiomen erschwert oder sogar gänzlich verhindert haben, indem die Faulstoffe die vom Basidiom ausgehenden olfaktorisch wirksamen Signalsubstanzen maskieren. In diesem Fall besteht die Möglichkeit, daß die freigesetzten flüchtigen Faulgase die olfaktorische Sensitivität der Käfer so weit herabsetzen, daß diese die Basidiome nicht mehr kontrolliert anfliegen konnten. Gleichsam könnte, verursacht durch die physiologischen Veränderungen der Faulprozesse, die Bildung und Abgabe der für die Käfer zur olfaktorischen Orientierung notwendigen Substanzen aufgehört haben. In allen Fällen begründen sich die divergierenden Besiedlungserfolge auf die sich zwischen den Einzelexperimenten infolge der Präsentationsart unterschiedlich akkumulierenden von den alternden Basidiomen ausgehenden flüchtigen Faulstoffe. Daß fruchtkörperbesiedelnde Käferarten tatsächlich unterschiedliche Toleranzen gegenüber Faulstoffen haben, die bei dem Verfall der Basidiome entstehen, dokumentieren die unterschiedlichen Besiedlungsmuster der Käfergruppen der *Atheta* und der *Gyrophana*. Während die *Atheten* insbesondere faulende Basidiome besiedeln, meiden die *Gyrophana*-Arten derartige Basidiome vollständig. Es wurde bereits ausgeführt, daß SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) aufgrund dieser unterschiedlichen Besiedlungsmuster eine in eine *Gyrophana*- und *Atheta*-Phase gegliederte Käfersukzession an ephemeren Pilzfruchtkörpern beschrieben. Durch die Betrachtung der Besiedlung von Basidiomen unterschiedlicher Alterskategorien konnte eine derartige Phasengliederung auch in der vorliegenden Studie weitestgehend bestätigt werden (siehe hierzu Punkte 4.2.1.2.1.4.2 und 4.3.2.6).

Obwohl der oben genannte Ansatz aufgrund der hohen Sterblichkeit der Käfer in den Versuchen, in denen auch eine geringe Besiedlung festzustellen war, eine überzeugende Erklärung für die heterogenen Besiedlungsergebnisse liefert, sind jedoch noch weitere

Erklärungsmöglichkeiten in Betracht zu ziehen. Die erste geht davon aus, daß sich die Käfer nur innerhalb eines schmalen Zeitfensters an den agaricoiden Basidiomen ansiedeln können, da die Pilzfruchtkörper nur innerhalb eines begrenzten Entwicklungsabschnittes Signalreize freisetzen, die von den Pilzkäfern detektiert werden können und als Antwort eine Käferansiedlung am Mikrohabitat auslösen. Die zweite Erklärungsmöglichkeit geht davon aus, daß die Käfer einen Regulationsmechanismus in sich bergen, der es ihnen erlaubt ein vom Pilzfruchtkörper ausgehendes Signal nur bei Eintritt in einen bestimmten physiologischen Zustand erstmals oder erneut zu erfassen. Ein diesbezüglicher Faktor, der die innere Bereitschaft der Käfer zum Anflug auf die Mikrohabitate steuert, könnte beispielsweise der Ernährungszustand sein. In den einzelnen Flugkäfigexperimenten wurden stets frische Fruchtkörper dargeboten. Der Entwicklungszustand der Käferindividuen konnte jedoch nicht kontrolliert werden. Diese unbekannten physiologischen Entwicklungszustände könnten zu abweichenden Handlungsbereitschaften bei den Käfern geführt haben und bieten somit einen wichtigen Erklärungsansatz für die aufgetretenen Besiedlungsdivergenzen der *Gyrophanae* an den in den Flugkäfigexperimenten dargebotenen Pilzfruchtkörpern.

Nachfolgender Diskussionspunkt greift einen Aspekt auf, der in den dargebotenen Basidiomen eine Erklärung für die divergierenden Besiedlungsquoten sieht. Zu diesem Aspekt sind deskriptive Beobachtungen zu diskutieren, die das Ansiedlungsverhalten der Pilzkäfer beschreiben. Unmittelbar nach dem Einsetzen der *Gyrophanae* in den Käfig zeigte eine ganze Anzahl von Pilzkäfern direkt Flugaktivitäten. Bei insgesamt drei Käfern wurde in drei verschiedenen Experimenten innerhalb einer Zeitspanne von zwei bis zehn Minuten nach Versuchsbeginn eine Ansiedlung an den dargebotenen Zielbasidiomen beobachtet. Die Basidiombesiedlung erfolgte, wie auch in Freilandbeobachtungen belegt (siehe hierzu auch Punkt 3.5.1), aus dem Flug heraus. Allerdings wurden die Basidiome in keinem der drei Fälle zielgerichtet angefliegen. Ebenso wie im Freiland schlugen die Käfer immer wieder eine neue Richtung ein und beflogen einen anderen Teil des Flugkäfiges, auch wenn sie sich bereits in unmittelbarer Nähe des Basidioms befanden, auf dem sie sich später letztlich doch ansiedelten. Die beobachteten Flugmuster der Käfer könnten somit ein Ausdruck für das über Signalstoffe geleitete Auffinden eines geeigneten Fruchtkörpers sein. Erst nach einer offensichtlich einnehmenden Erkundung der angebotenen Ressourcen wurde das ausgewählte Mikrohabitat angefliegen und schließlich besiedelt. Dieses zur Basidiomansiedlung führende Flugmuster kann die Theorie einer von den Pilzfruchtkörpern ausgehenden olfaktorisch und visuell reizgesteuerten Käferansiedlung untermauern. Vor dem Hintergrund dieser Beobachtungen lassen sich nun die sehr geringen Besiedlungen und die gleichzeitig hohe Sterblichkeit der Käfer in einigen Versuchen interpretieren. Es ist anzunehmen, daß die Käfer bei ihrer Erkundung und Einschätzung der potentiellen Habitate zu keinem geeigneten Habitat fanden. Aufgrund der relativ hohen Temperatur von 18°C im Flugkäfig, die eine Flugbereitschaft der Käfer gewährleistete, gingen die Basidiome aufgrund der angewandten Präsentationstechnik wahrscheinlich sehr schnell in einen für die Käferbesiedlung ungeeigneten Zustand über. Durch eine Maskierung der olfaktorisch wirksamen Substanzen, hervorgerufen durch die von den Basidiomen ausgehenden

Faulgerüche, waren die Käfer möglicherweise fehlorientiert und das erfolgreiche Auffinden der Basidiome unterblieb. Es anzunehmen, daß sich die Käfer aus diesen Gründen nicht an den Fruchtkörpern einstellten und die geringen Besiedlungszahlen hervorriefen.

Ungeachtet der unterschiedlichen Gründe für die Variabilität der Besiedlungszahlen wird ein Grundprinzip erwähnenswert. Bei Habitatbesiedlungen ist zwischen einer Ansiedlungs- und einer eigentlichen Besiedlungsphase zu differenzieren. Während in der Ansiedlungsphase vor allem Elemente der Habitaterkennung und Habitatexploration im Vordergrund stehen, kennzeichnet sich die Besiedlungsphase durch Etablierungsprozesse im Habitat, die zumeist mit einer Exploitation der Habitatressource einhergehen. Bei den agaricoiden Basidiomen handelt es sich um eine nur wenige Tage existierende Habitatressource. Da die *Gyrophæna*-Arten die Verfallsphase, wenn sich agaricoide Pilzfruchtkörper faulend zersetzen, und die Aufschirmphase, in der die Basidiome noch nicht sporulieren, meiden, wird das ohnehin schmale Zeitfenster nochmals zusätzlich verengt. Da zudem die *Gyrophænae* in ihrem Lebenszyklus an dieses ephemeren Mikrohabitat gebunden sind, müssen die Pilzkäfer einen Fruchtkörper frühzeitig besiedeln, um ihrer Nachkommenschaft genügend Zeit für eine ausreichende Entwicklung zu gewährleisten. Die Basidiombesiedlung und das Hervorbringen der Nachkommenschaft ist somit einem hohen zeitlichen Druck unterworfen. Erfolgt eine Ansiedlung der Käfer erst in einer fortgeschrittenen Phase der Fruchtkörperentwicklung, wird die Larvalentwicklung der neu aufkommenden Nachkommenschaft in die Verfallsphase des Basidioms hineinreichen. In dieser Phase werden die Umweltbedingungen im Mikrohabitat zunehmend instabil. Ausklingende Basidiosporenproduktion, gesteigerte Faulstoffbildung, zunehmender Befall mit Pilzen, Bakterien und Nematoden schmälern die Überlebenschance der Nachkommenschaft und somit auch das Artüberleben.

Vor diesem Hintergrund kann in dieser kurzlebigen Ressource das dauerhaft erfolgreiche Hervorbringen der Nachkommenschaft nur dann gewährleistet sein, wenn die Käferansiedlung rechtzeitig erfolgt. In Abbildung 76 sind zwei unterschiedliche Besiedlungskonzepte (A und B) der Pilzkäfer für ihre An- und Besiedlung eines agaricoiden Pilzfruchtkörpers gegenübergestellt. Im Schema A entspricht die Ansiedlungsphase der gesamten Besiedlungsphase der Käfer (Ansiedlungsfenster=Besiedlungsfenster). Bei einer gegebenen Dauer der Larvalentwicklung verfügen die Käferlarven nicht durchgehend über ein ausreichendes Zeitfenster, um sich während der Optimalphase der Fruchtkörpergenese, die der Larvalentwicklung optimale Bedingungen entgegenbringt, zu entwickeln. Adulte Käfer, die sich erst in einer späten Fruchtkörperentwicklungsphase zur Paarung und Eiablage am Basidiom einstellen, entziehen ihrer Nachkommenschaft die Grundlage für eine synchron mit der Optimalphase der Fruchtkörperentwicklung verlaufende Larvalentwicklung. Eine Anzahl von Käferlarven muß ihre Larvalentwicklung in die instabile Verfallsphase des Basidioms ausdehnen und ist hier in hohem Maß schädigenden Einflüssen durch Mikroorganismen und Faustoffen ausgesetzt, so daß in der Konsequenz die Mortalitätsrate der Larven ansteigen wird. Eine verspätete Ansiedlung und Eiablage, die eine asynchron verlaufende Basidiom-

und Larvalentwicklung nach sich zieht, ist für das Überleben der Nachkommenschaft und somit für die Arterhaltung nicht effektiv.

Das in Abbildung 76 in Schema B vorgeschlagene Besiedlungskonzept bietet einen möglichen Ausweg aus dieser Problematik der asynchron verlaufenden Larven- und Basidiomentwicklung. Ist dem Besiedlungsfenster ein distinktes Ansiedlungsfenster vorgeschaltet, so unterbleibt eine verspätete Käferansiedlung am Basidiom und nach erfolgter Eiablage können sich sämtliche Larven synchron unter den günstigen Verhältnissen der Optimalphase der Fruchtkörpergenese entwickeln. Vom Pilzfruchtkörper und / oder den Käfern nur während der Phase der Ansiedlung freigesetzte und detektierte Signalsubstanzen

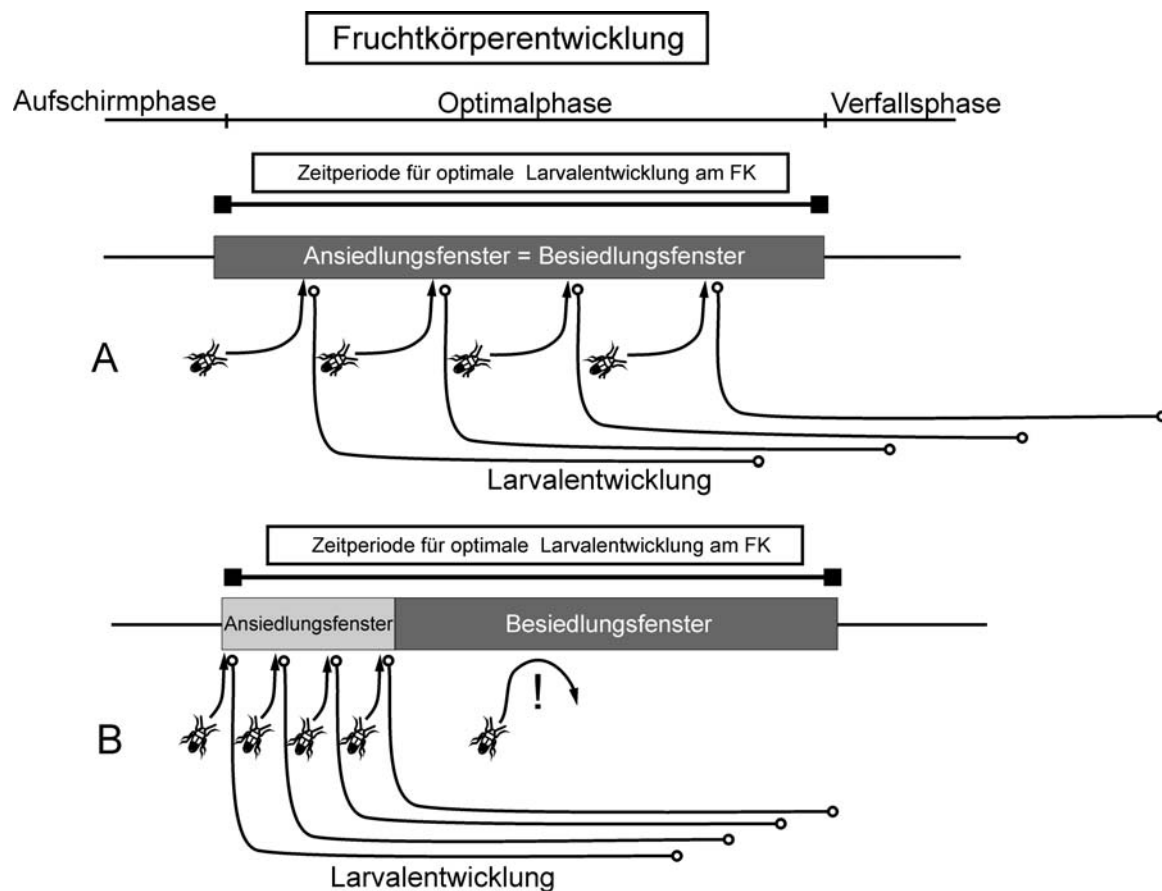


Abbildung 76: Gegenüberstellung zweier unterschiedlicher Ansiedlungskonzepte für eine Fruchtkörperbesiedlung bei Käfern der Gattung *Gyrophaena*. In der unter A aufgezeigten Besiedlungsstrategie siedeln sich die Pilzkäfer während der gesamten Optimalphase der Pilzfruchtkörper am Basidiom an. Durch die resultierende, erst im fortgeschrittenen Stadium der Optimalphase einsetzende Larvalentwicklung reicht der Entwicklungszeitraum vieler Käferlarven in die Verfallsphase der Fruchtkörper hinein. Er liegt somit außerhalb einer optimalen Zeitperiode, in der die Larvalentwicklung am Pilzfruchtkörper unter günstigen und stabilen Verhältnissen ablaufen kann. In dem in B dargelegten Ansiedlungskonzept, das zwischen einem Ansiedlungs- und einem Besiedlungsfenster differenziert, ist hingegen die Synchronisierung zwischen der Larvalentwicklung und der Optimalphase der Fruchtkörpergenese erreicht. Eine für die Larvalentwicklung ineffektive verspätete Basidiombesiedlung durch adulte Käfer wird unterbunden. Sich mit der Fruchtkörperentwicklung ändernde, vom Basidiom ausgehende olfaktorisch wirksame Geruchsstoffe können dabei eine Signalfunktion übernehmen. FK: Fruchtkörper.

können zu dem in Abbildung 76, Schema B postulierten effizienten Besiedlungsmuster an der ephemeren Habitatressource führen. Auf das Vorkommen von auch für den Menschen

wahrnehmbare Geruchsstoffwechsel bei agaricoiden Pilzfruchtkörpern in unterschiedlichen Entwicklungszuständen wurde bereits unter Punkt 4.2.1.2.3.1 hingewiesen.

Gleichzeitig bietet dieses Besiedlungsmuster auch eine bemerkenswerte Erklärung für die heterogenen Besiedlungserfolge der Gyrophaenae in den Flugkäfigversuchen. Die herausragenden Besiedlungserfolge mit Werten von über 80 Prozent, wären in diesem Modell darauf zurückzuführen, daß in diesen Versuchen die Basidiome und die Gyrophaenae in einem Zustand eingesetzt wurden, in dem das Ansiedlungsfenster weit offen stand. Insbesondere der Flugkäfigversuch 00.06, in dem eine Besiedlungsquote von 88 Prozent ohne jegliche manipulierende Vorbesiedlung erreicht wurde, ist hier anzuführen. In den Experimenten mit weit geringerer Besiedlungsquote von um die 30 Prozent wäre hingegen das Ansiedlungsfenster bereits weitgehend geschlossen.

Diesen Punkt zusammenfassend läßt sich anmerken, daß sich die Gyrophaenae in den Flugkäfigexperimenten auf den dargebotenen Zielbasidiomen ansiedelten. Aufgrund dieses Ergebnisses kann davon ausgegangen werden, daß sie in der Lage waren, die Basidiome im Experimentaldesign des Laborversuches von dem Umgebungsraum zu diskriminieren. Allerdings traten zwischen den Einzelexperimenten auffallende Unterschiede in der Diskriminierungsrate auf. Die zwischen den Versuchen schwankende, aus dem präsentationsbedingten beschleunigten Basidiomverfall resultierende Faulstoffbildung mit ihren entsprechend negativen Wirkungen, eine zeitlich limitierte, vom Entwicklungsstaus der Pilzfruchtkörper abhängige Freisetzung von Signalsubstanzen oder ein physiologisch zustandsbedingter Wechsel zwischen sensitiven und nicht-sensitiven Phasen bei den Käfern sind als Erklärungsansätze angeführt worden. Die heterogenen Besiedlungsquoten wurden als Überlegungsgrundlage herangezogen, um bei der Basidiombesiedlung zwischen einer diskreten Ansiedlungsphase und einer Besiedlungsphase zu unterscheiden. Durch die Strategie einer derartige Trennung erreichen die homozönen Arten der Gattung *Gyrophaena* an den kurzlebigen agaricoiden Basidiomen ein ausreichendes Zeitintervall von stabilen Umweltbedingungen für die sich entwickelnde Nachkommenschaft. Dieses Verhalten bildet eine Grundlage für eine dauerhafte erfolgreiche Basidiombesiedlung und das Artüberleben der spezialisierten Pilzkäfer in dem kurzlebigen, diskontinuierlichen Mikrohabitat der agaricoiden Pilzfruchtkörper.

4.6.1.2 Ausbildung von Besiedlungspräferenzen und Geschlechterverteilung

Mit diesem Versuchsansatz wurde die im Freiland gegebene gesellige Fruktifikation von *Megacollybia platyphylla* modelliert und im Hinblick auf eine Besiedlungspräferenz für einen der Fruchtkörper untersucht. Es wurde der Frage nachgegangen, wie sich die Käfer in einem begrenzten Raum bei einem gleichzeitigen Angebot von annähernd gleichwertigen Habitatressourcen verhalten. Eine Situation, die den Käfer auch innerhalb eines Fruchtkörperclusters durch die gesellige Fruktifikation von *Megacollybia platyphylla* entgegentritt. Die Verteilung der Käfer an Basidiomen, die sich gleichzeitig in einem relativ ähnlichen Zustand befinden, könnte Einblicke in die Hintergründe für das im Freiland vorgefundene Aggregationsverhalten der Käfer bringen. Es bestanden die theoretischen

Überlegungen einer erleichtert erfolgenden Paarbildung, wenn sich beide Geschlechter mit ausgeglichenem Verhältnis an einem der Basidiome einfinden. Ein am Basidiom mit zunehmender Käferzahl aufkommender intra- und auch interspezifischer Konkurrenzdruck könnte jedoch wiederum zu einem Dispersionseffekt und somit zu einer ausgleichenden Besiedlung der dargebotenen Zielbasidiome führen.

Die Ergebnisse zeigen für den Flugkäfigversuch 00.02 eine Besiedlungspräferenz bei *G. gentilis* und *G. joyioides* an einem der Basidiome. In einer Tendenz ließ sich dies auch bei *G. affinis* finden. Im Versuch 00.03 war bei *G. joyioides* gleichfalls eine bevorzugte Besiedlung eines Basidioms auszumachen. Die geschlechtsspezifische Betrachtung erbrachte jedoch ein uneinheitliches Bild. Im Versuch 00.02 fanden sich zu Versuchsende vermehrt männliche Käfer von *G. gentilis* und von *G. joyioides* an einem der dargebotenen Basidiome. Bei den Weibchen der beiden Arten wurde dieser Befund hingegen nicht festgestellt. Genau der umgekehrte Fall trat im Versuch 00.03 auf. In diesem Versuch befanden sich alle sechs fruchtkörperbesiedelnden Weibchen von *G. joyioides* an einem der vier dargebotenen *Megacollybia platyphylla*-Basidiome. Bei den Männchen konnte keine Besiedlungspräferenz für eines der Basidiome herausgestellt werden. In drei weiteren Versuchseinheiten (00.04, 00.06, 00.13) wurde weder eine art- noch eine geschlechtsspezifische Besiedlungspräferenz für eines der dargebotenen Zielbasidiome nachgewiesen. Obwohl in einigen Versuchen tatsächlich erhöhte Besiedlungszahlen an einem Basidiom festzustellen waren und somit die potentielle lokale Aggregation der Käfer zu erwähnen ist, sind die Ergebnisse der Versuche in ihren Besiedlungsmustern zu heterogen, um die Käferbesiedlung an den Basidiomen im Hinblick auf eine Basidiompräferenz bei Mehrfachauswahl eindeutig zu beurteilen. Die in der geschlechtsspezifischen Analyse erhaltenen unterschiedlichen Besiedlungsstrukturen zwischen männlichen und weiblichen Käfern sprechen gegen die eingangs formulierte erleichterte Paarbildung als möglichen Grund für Ansiedlungspräferenzen, stehen allerdings auch den Ergebnissen der Freilanduntersuchungen entgegen, hinsichtlich der Gleichverteilung der Geschlechter an den Zielbasidiomen (siehe Punkte 3.2.1.4.3 und 3.3.3.2 und Abbildungen 39 und 45).

Die Versuchsergebnisse können eine Schwachstelle der Flugkäfigversuche aufdecken. Unter den begrenzten Raumverhältnisse der Flugkäfige standen die dargebotenen Zielbasidiome in einem maximalen Abstand von lediglich 56 Zentimetern auseinander. Da zudem, außer den von den Fruchtkörpern ausgehenden leichten Konvektionsströmungen, keinerlei Luftbewegungen in den Flugkäfigen erfolgten, können sich Geruchsstoffe im Verlauf des Experimentes gleichmäßig im Flugkäfig anreichern und verteilen. Auf diese Weise ist den Gyrophaenae zumindest die olfaktorische Differenzierung der dargebotenen Zielbasidiome erschwert und erlaubte ihnen daher eventuell keine eindeutige Präferenzbildung.

4.6.1.3 Geschlechtsspezifische Fruchtkörperansiedlung

Um die genaueren Mechanismen der Besiedlung der Basidiome durch die Pilze zu erfassen, wurden einige Fruchtkörper mit männlichen oder weiblichen Käfern vorbesiedelt. Das Ziel dieser Manipulation bestand darin, einen Aufschluß über die Art eines möglichen

lokalen Aggregationssignals der Käfer zu erlangen. Sollten bereits durch ein Geschlecht besiedelte Basidiome eine Anlockwirkung auf die jeweils andersgeschlechtlichen Käfer ausüben, so ist von geschlechtsspezifischen Pheromonen als Signal auszugehen. So werden beispielsweise geschlechtsspezifische Pheromone von den Weibchen des Seidenspinners (*Bombyx mori* (L.)) freigesetzt, um männliche Artgenossen anzulocken (HARBORNE, 1995). Suchen jedoch die Käfer unabhängig vom Geschlecht die bereits vorbesiedelten Basidiome verstärkt auf, so sind die Sexualduftstoffe in einer Funktion von Aggregationspheromonen zu sehen. In Vorversuchen gestaltete sich eine Markierung der kleinen Käfer als schwierig, so daß eine Wirkung der Vorbesiedlung der Basidiome auf gleichgeschlechtliche Tiere nicht stattfinden konnte. Diejenigen Experimente, in denen eine Vorbesiedlung durch männliche Tiere erfolgte, zeigten eine zu hohe Sterblichkeit der Käfer, so daß sie nicht in die Auswertung kamen. So konnten lediglich Versuchsansätze betrachtet werden, in denen eine Vorbesiedlung mit weiblichen Tieren vorgenommen wurde.

Bei *G. gentilis* hatte eine zu Versuchsbeginn manipulativ erfolgte Vorbesiedlung eines Basidioms mit weiblichen Käfern keinerlei Einfluß auf die Basidiombesiedlung der Männchen (00.12, 00.14). Zu Versuchsende fanden sich an beiden dargebotenen Zielbasidiomen sowohl männliche als auch weibliche Käferindividuen. Zwar unterschieden sich die Anzahlen der männlichen Käfer an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen, jedoch wurde dieser Unterschied nicht signifikant. Auch die männlichen Käfer von *G. joyioides* wurden im Versuch 00.08 durch eine Vorbesiedlung mit dem weiblichen Geschlechtspartner nicht in ihrer Verteilung an den *Amanita rubescens*-Basidiomen beeinflusst. Eine interessante Verteilungsstruktur trat jedoch bei *G. joyioides* im Versuch 00.07 auf, der von allen zehn Experimenten mit 98 % die höchste Besiedlungsquote hatte. In diesem Versuch fanden sich am Versuchsende 22 der insgesamt 24 basidiombesiedelnden Männchen an dem zu Versuchsbeginn mit weiblichen Artgenossen vorbesiedelten Pilzfruchtkörper. Allerdings waren in diesem Versuch die Weibchen nicht an dem angestammten *Megacollybia platyphylla*-Basidiom verblieben. Mit 14 von den 25 eingesetzten weiblichen Käfern hatten mehr als die Hälfte ihr ursprüngliches Mikrohabitat verlassen. Diese 14 Weibchen fanden sich jedoch nicht etwa am Flugkäfigboden, sondern hatten sich an dem zweiten, zu Versuchsbeginn freien *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper angesiedelt, an dem sich zu Versuchsende auch noch zwei Männchen fanden. In diesem Versuch wurde somit eine deutlich bevorzugte Ansiedlung männlicher Tiere an dem Zielbasidiom festgestellt, der zu Versuchsbeginn mit weiblichen Artgenossen vorbesiedelt war.

Die ursprünglich verfolgte Unterscheidung zwischen der Art des besiedlungsfördernden Faktors kann aufgrund des großen Ausfalls auswertbarer Versuche nicht stattfinden. Das letztgenannte Ergebnis spricht für eine Anlockwirkung bereits vorbesiedelter Basidiome. Ob diese Wirkung jedoch auf geschlechtsspezifische Mechanismen zurückgeführt werden kann, muß im Rahmen der vorliegenden Arbeit offen bleiben. Der letztgenannte Versuch verdeutlicht jedoch eindrucksvoll die unter optimalen Bedingungen potentiell herausragende Erkennungsleistung der Zielbasidiome durch die Gyrophaenae in den Flugkäfigexperimenten. Nicht nur die 24 der eingesetzten 25 männlichen Käfer, sondern auch die 14 Weibchen, die

ihren Ausgangsfruchtkörper verlassen hatten, machten in diesem Experiment die dargebotenen *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper ausfindig. Gleichzeitig zeigt das Abwandern des überwiegenden Anteils der Weibchen von ihrem ursprünglichen *Megacollybia platyphylla*-Basidiom, daß selbst unter scheinbar günstigen Interaktionsbedingungen eine Anzahl von bislang nicht untersuchten Variablen auf die Assoziation einwirken, die offenbar beständig Modifikationen im Interaktionssystem hervorrufen.

Die Flugkäfigversuche geben weder für *G. gentilis* noch für *G. joyioides* eindeutige Hinweise für eine geschlechtsspezifische Ansiedlungsabfolge der Käfer an den agaricoiden Basidiomen, wie sie beispielsweise von WOOD (1982), ausgelöst durch geschlechtsspezifisch freigesetzte Pheromonsignalketten bei der Besiedlung von *Dendroctonus brevicornis* an *Pinus ponderosae* gefunden wurden. Es ist jedoch davon auszugehen, daß Aggregationspheromone zum Auffinden eines geeigneten Mikrohabitats, wie sie für Collembola (VERHOEF & NAGELKERKE, 1977, VERHOEF *et al.*, 1977) und auch für *Drosophila*-Arten (BARTELT *et al.*, 1986, 1988) nachgewiesen wurden, auch bei den Gyrophaenae zum Tragen kommen. In diesem Zusammenhang soll jedoch auch die einfache Anlockwirkung der ursprünglich unbesiedelten Basidiome erwähnt werden, die nicht nur anhand der Ansiedlung der abgewanderten Weibchen deutlich wird.

Die im Versuch 00.07 auftretende hohe Besiedlungsquote und die differenzierte Basidiombesiedlung bestätigt eine allgemeine Brauchbarkeit der Flugkäfigversuche, um die komplexen Vorgänge dieses Interaktionssystems im Labor zu modellieren. Die Ergebnisse zeigen jedoch auch die Grenzen dieses experimentellen Versuchsansatzes auf. Selbst unter den konstanten Laborbedingungen besitzt das Interaktionssystem eine so hohe Variabilität, daß es bei offenkundig günstigen Besiedlungsverhältnissen zu schwer vorhersehbaren und interpretierbaren Reaktionen der Käfer kommen kann. Möglicherweise geben gerade diese variablen Verhaltensmuster der Gyrophaenae ihnen die Fähigkeit und Plastizität, um auf ihre besondere Habitatressource der agaricoiden Basidiome zu reagieren und die dauerhafte Assoziation zu gewährleisten.

4.6.1.4 Besiedlungspräferenz bei Darbietung der Zielpilzart *Megacollybia platyphylla* versus Nichtzielpilzarten *Russula* sp. und *Lactarius blennius*

In dem Versuch 00.13 wurde das Besiedlungsverhalten von *G. gentilis* und *G. joyioides* untersucht, wenn auf engem Raum die Basidiome der Zielpilzart *Megacollybia platyphylla* und Basidiome von Nichtzielpilzarten wie *Russula* sp. und *Lactarius blennius* dargeboten wurden. Sowohl *G. gentilis* als auch *G. joyioides* siedelten bevorzugt an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen. In der geschlechtsabhängigen Auswertung zeigte sich jedoch ein differenzierteres Bild. Die Besiedlungspräferenzen für die Zielbasidiome *Megacollybia platyphylla* hielten sich bei den Weibchen aufrecht. Bei den Männchen beider Käferarten wurde diese Ansiedlungspräferenz jedoch lediglich tendenziell nachgewiesen. Siedelten bei *G. gentilis* zwei Männchen an den Nichtzielpilzen, so waren es bei *G. joyioides* insgesamt vier. Wie kann diese Besiedlung der Nichtzielpilzarten erklärt werden? Mehrere Erklärungsmöglichkeiten können hier diskutiert werden. Zunächst muß erwähnt werden, daß

die bei BENICK (1952), EISFELDER (1963) oder SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) aufgeführten *Gyrophæna*-Funde an Fruchtkörpern der Ordnung der Russulales andeuten, daß die Basidiome dieser Pilzgruppe nicht gänzlich aus dem Besiedlungsspektrum ausgeschlossen werden können. Diesen Befunden sind jedoch wiederum die Ergebnisse von RUSCH (1990) entgegenzusetzen, der nur in Einzelfällen *Gyrophæna*-Individuen an den Basidiomen der Russulales fand. Auch in der vorliegenden Studie wurde in vorgenommenen Aufsammlungen keine Besiedlung der Russulales durch *Gyrophæna*-Individuen festgestellt. Diese letztgenannten Ergebnisse rechtfertigen die Kategorisierung der verwendeten Pilzarten als „Nichtzielpilze“ und eine gezielte Besiedlung dieser Arten erscheint unwahrscheinlich.

Es ist auffällig, daß die gefundene „Fehlbesiedlung“ auf männliche Tiere zurückzuführen ist. Die Weibchen, als Träger der Nachkommenschaft, scheinen demnach eine engere Bindung an das Mikrohabitat eines Zielbasidioms zu besitzen als die Männchen. Neben der engeren Bindung der Weibchen an die Zielbasidiome, die aus dem Vorgang der Eiablage resultiert, wäre auch zu vermuten, daß diese Form der verengten Bindung auf eine spezialisierte Nahrungswahl bei Weibchen und Nachkommenschaft zurückzuführen ist. Nahrungsspezialisierungen treten bei weiblichen Insekten speziell in der Induktionsphase der Ovarienreifung auf. So berichten SCHOONHOVEN *et al.* (1998) bei *Schistocerca gregaria* (Forsk.) über die Bedeutung des Nahrungszustandes zur Auslösung der Eireifungsprozesse. BOYS (1978) beschreibt bei *Oedalus senegalensis* (Krauss) die unterschiedlichen Nahrungspräferenzen bei männlichen, immaturen und maturen Grillen. Während die Männchen und immaturen Weibchen insbesondere die Grasblätter fraßen, zeigten die maturen Weibchen eine Präferenz für die Grassamen, um die notwendigen Proteinreserven für die Oogenese zu erhalten. Die enge Habitatbindung der *Gyrophænae* an die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* könnte somit auf die evolutive Nahrungsspezialisierung bei den weiblichen Käfern zurückgehen.

Insgesamt siedelten sich *G. joyioides* und *G. gentilis* im Wahlversuch zwischen Zielbasidiomen von *Megacollybia platyphylla* und Nichtzielbasidiomen aus der Gruppe der Russulales verstärkt an den Zielbasidiomen an. Lediglich die männlichen Käfer waren auch an den Nichtzielbasidiomen vertreten. Als Erklärung für dieses Besiedlungsmuster wurde postuliert, daß primär die weiblichen Tiere und sekundär folgend die Käferlarven möglicherweise eine stärker ausgebildete Nahrungsspezialisierung als die Männchen aufweisen und somit eine spezifischere Bindung an das Mikrohabitat ausbilden.

4.6.1.5 Besiedlungspräferenz bei einer Auswahlmöglichkeit zwischen den Basidiomen zweier Zielpilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

In diesen beiden Experimenten (00.09 und 00.11) wurde untersucht, welche Besiedlungsstrukturen *G. gentilis* ausbilden, wenn mit *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gleichzeitig die Basidiome zweier Zielpilzarten dargeboten werden. Da *G. gentilis* in den Freilandaufsammlungen eine besondere Affinität zu den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* zeigte, jedoch auch in den Aufsammlungen der Fruchtkörper von

Megacollybia platyphylla mit hoher Konstanz und Dominanz vorkam, war *G. gentilis* für diese Fragestellung eine aufschlußreiche Studienart.

Im Flugkäfigversuch 00.09 ergab sich insgesamt eine geringe Besiedlungsquote von lediglich 23,33 Prozent. Mit sieben der neun basidiombesiedelnden Käfer befand sich die größere Zahl an dem *Megacollybia platyphylla*-Basidiom. Aufgrund der anteilig berücksichtigten Hutflächengröße läßt die Käferverteilung in diesem Versuch keinen Rückschluß über eine bevorzugte artorientierte Basidiombesiedlung zu. Die geringe Besiedlungsquote verweist in diesem Experiment allerdings in Anlehnung an Punkt 4.6.1.1 und Abbildung 76 auf ein weitgehend geschlossenes Ansiedlungsfenster für die Gyrophaenae an den dargebotenen Basidiomen. Diese Interpretation einer nicht optimalen Besiedlungsmöglichkeit der Basidiome wird durch das Käferbesiedlungsverhalten an dem zweiten *Marasmius alliaceus*-Basidiom unterstrichen. An dem ursprünglich zu Versuchsbeginn mit zehn *G. gentilis* manipulierend vorbesiedelten Basidiom fanden sich zu Versuchsende nur noch fünf Käfer.

Im Flugkäfigversuch 00.11, der eine Besiedlungsquote von 80 Prozent erreichte, ergab sich nun ein anderes Bild. *G. gentilis* siedelte sich insgesamt (26 Käfer), aber auch in den Geschlechtern (13 Weibchen, 13 Männchen) mit einer flächenbezogenen größeren Käferanzahl an dem einen *Megacollybia platyphylla*-Basidiom gegenüber den drei weiteren zu berücksichtigenden *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern an. Wie läßt sich diese Besiedlungspräferenz erklären? Zunächst wäre anzunehmen, daß die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome ein attraktiveres Mikrohabitat für die Käfer darstellen als *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern. Diese größere Attraktivität liegt möglicherweise in artspezifischen Eigenschaften. Neben dieser Erklärungsmöglichkeit muß jedoch auch noch ein weiterer Unterschied zwischen den beiden dargebotenen Zielpilzarten berücksichtigt werden. Die Fruchtkörpergröße und somit die visuelle Präsenz ist nach den Ergebnissen aus den Punkten 3.2.1.3.1.2 und 3.3.2.2.1.2 bei *G. gentilis* eher ein zu vernachlässigender Faktor. Allerdings bot der zu Versuchsende festgestellte Fruchtkörperzustand ein Unterscheidungskriterium zwischen den Fruchtkörpern der beiden Pilzarten. Im Versuchsverlauf erfahren die präsentierten Basidiome durch Transpiration einen Wasserverlust. Die schwächtigen Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus* können diese Defizite im Wasserhaushalt schlechter ausgleichen als die größeren *Megacollybia platyphylla*-Basidiome, in deren Plektenchym auch eine größere Wassermenge gespeichert ist. Durch Wasserverlust verursachte Trockenschädigungen waren insofern bei den Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus* deutlich ausgeprägter als bei den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Die großen *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper bieten in den Flugkäfigversuchen den Gyrophaenae somit ein konstanteres und stabileres Umfeld als die Basidiome von *Marasmius alliaceus*. Diese Unterschiede im Wasserhaushalt der Fruchtkörper können die Besiedlungspräferenz von *G. gentilis* für den Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* in Flugkäfigversuch 00.11 erklären. In diesem Punkt findet sich somit ein weiterer Beleg dafür, den Wasserhaushalt eines Pilzfruchtkörpers als einen besiedlungskritischen Faktor für die Pilzkäfer anzuführen. Unter Punkt 3.5.3 wird der Zusammenhang zwischen einer ausbleibenden Käferbesiedlung

an unbeschatteten, direkt der Sonne ausgesetzten *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen mit den an diesem Standort ungünstigen Wasserhaushalt der Basidiome anschaulich vor Augen geführt.

Es kann festgehalten werden, daß sich *G. gentilis* in den zwei Experimenten verstärkt an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* gegenüber den gleichzeitig dargebotenen *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern ansiedelt. Die beiden Pilzarten, die *G. gentilis* im Freiland gleichermaßen besiedelt, unterscheiden sich stark im Fruchtkörperhabitus und sind auch unterschiedlich befähigt, die durch Transpirationsverluste entstehenden Wasserdefizite im Fruchtkörper auszugleichen. Der Basidiomwasserhaushalt muß nach den bisher erzielten Ergebnissen als ein wesentlicher Faktor nicht nur für die pilzartdifferenzierende Basidiombesiedlung sondern auch allgemein für die heterogenen Besiedlungsquoten angesehen werden.

4.6.2 Kritische Betrachtung des Versuchsdesigns der Flugkäfigversuche

Mit den Flugkäfigversuchen wurde erstmals im Labor unter künstlichen Bedingungen der Versuch unternommen, die Ansiedlung der Pilzkäfer an die Basidiome eingehender zu studieren. Das Ziel dieser Experimente lag darin, Rückschlüsse über das Besiedlungsverhalten und Einblicke in die Struktur der Basidiombesiedlungen durch die Pilzkäfer zu gewinnen. Mit dieser neu entwickelten Untersuchungsmethode wurden interessante Ergebnisse erzielt. Es müssen jedoch auch Probleme erwähnt werden, die sich im Laufe der Experimentalreihe herausstellten, und die eine eindeutige Interpretation der erzielten Ergebnisse in einigen Fällen erschweren.

4.6.2.1 Die Sterblichkeitsraten der Gyrophaenae in den Flugkäfigversuchen

Das im Anhang in Abbildung A3 dargestellte Histogramm hebt auffallend große Unterschiede in der Sterblichkeitsrate der Käfer zwischen den einzelnen Versuchen hervor. Es wurde bereits unter Punkt 4.6.1.1 auf die Möglichkeit des Absterbens der Käfer aufgrund einer möglichen toxischen Faulgasentwicklung in den geschlossenen Käfigsystemen eingegangen. Da nach der vor Versuchsbeginn stattgefundenen Einschätzung lediglich Basidiome des Optimalzustandes eingesetzt wurden, hängt diese schnelle Vergänglichkeit wahrscheinlich mit den Temperaturen im Flugkäfig und der Präsentationsart der Basidiome zusammen. Da sich in Vorversuchen herausstellte, daß die Käfer eine relativ hohe Temperatur zur Auslösung von Flugbereitschaft benötigen, ergab sich jedoch kein Spielraum zur Veränderung dieser Störfaktoren. Wegen des hohen Anteils von toten Käfern wurden die Versuchsansätze, in denen der Anteil toter Käfer Werte von 20 Prozent erreichte, aus der weiteren Auswertung ausgeschlossen. Dies hatte zur Folge, daß einigen der ursprünglich geplanten Fragestellungen nicht nachgegangen werden konnte und die Replikation der Versuchsansätze insgesamt gering ausfiel.

4.6.2.2 Der Temperaturfaktor

Wie RUSCH (1990) anfügt und auch Beobachtungen dieser Studie bestätigen, erreichen die Pilzkäfer der Gattung *Gyrophana* die Basidiome fliegend. In Vorversuchen wurde die Flugbereitschaft der Käfer bei verschiedenen Temperaturen untersucht. Es zeigte sich, daß die Temperaturverhältnisse die Flugbereitschaft der Käfer beeinflussen. Bei 10°C und 14°C wurde bei den *Gyrophanae* keinerlei Flugbereitschaft und in der Folge auch keine Fruchtkörperbesiedlung im Flugkäfig notiert. Obwohl die *Gyrophanae* ein negativ phototaktisches Verhaltensmuster besitzen und dem Licht zu entfliehen suchen, fanden sich die Käfer bei Temperaturen von 10°C und 14°C fortwährend am Boden der Flugkäfige, der keinerlei Rückzugsmöglichkeit vor dem Licht gewährte. Bei einer eingeregelter Temperatur von 18°C entfalteten hingegen einige der Käfer unmittelbar nach dem im Licht erfolgten Einsatz im Flugkäfig sofortige Flugaktivität. Im Waldgebiet Schönbusche und im Waldgebiet Niddahänge wurden in den späten Nachmittagsstunden unmittelbar vor *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen schwärmende *Gyrophana* spp. bei einer Außentemperatur von 16,5°C beziehungsweise 13,5°C festgestellt. Dieser letztgenannte Wert liegt um 0,5°C tiefer als die Temperaturschwelle, bei der die *Gyrophanae* im Flugkäfigversuch keinerlei Flugaktivitäten zeigten. Insgesamt lassen sich die hier angeführten Befunde über die Temperatur und die Flugbereitschaft der *Gyrophanae* dahingehend interpretieren, daß bei den *Gyrophanae* erst mit Überschreiten einer Temperaturschwelle eine entsprechende Flugbereitschaft eintritt. Nach den vorliegenden Ergebnissen sollte diese Schwelle in einem Temperaturbereich zwischen 13°C und 17°C liegen. Dabei könnte als fluglimitierender Faktor das von der Außentemperatur abhängige Wärmepotential in der Insektenflugmuskulatur wirken. Die Bedeutung einer vorgewärmten Flugmuskulatur drückt sich in der Feststellung von STABENTHEINER und RÖMER (1999) aus, daß Insekten wie Käfer, Schmetterlinge und Hymenopteren in der Phase der Flugvorbereitung ihre Flugmuskulatur vorwärmen müssen. Insgesamt jedoch stellte der Faktor der Temperatur ein Problem für die Flugkäfigexperimente dar. Während bei tieferen Temperaturen von zehn bis 12°C die Haltbarkeit der dargebotenen Pilzfruchtkörper verlängert ist und insbesondere Fäulnisprozesse am Basidiom zurückgedrängt sind, zeigen sich diese tiefen Temperaturen für die ausbleibende Flugbereitschaft der *Gyrophanae* im Labor verantwortlich. Andererseits zeigen die *Gyrophanae* bei hohen Temperaturen von um die 18°C eine hohe Flugbereitschaft, bei diesen Temperaturen setzen allerdings innerhalb von 24 Stunden erste Fäulnisprozesse an den dargebotenen Basidiomen ein. Überdies erleiden die Fruchtkörper bei diesen Temperaturen selbst bei einer relativen Luftfeuchte von 80 Prozent im Verlauf von 24 Stunden einen merklichen Wasserverlust.

4.6.2.3 Randeffekte im Flugkäfigexperiment

Es kam zu deutlich heterogenen Besiedlungsquoten zwischen den einzelnen Flugkäfigexperimenten. Mit Werten zwischen 21 und 98 Prozent schwankt der Anteil der zu Versuchsende an den Zielbasidiomen siedelnden *Gyrophanae* auffallend. In allen Versuchen war der physiologische Entwicklungszustand der im Flugkäfig eingesetzten

adulten Käfer ein unbekannter Parameter, der sich für die differenzierten Besiedlungsmuster in den Einzelexperimenten verantwortlich zeigen könnte. Es ist keinesfalls auszuschließen, daß beispielsweise begattete und unbegattete Käfer oder Weibchen in unterschiedlichen Stadien der Ovarienreifung auch differente Verhaltensmuster und Handlungsbereitschaften zeigen, die zu den divergenten Besiedlungsmustern führen können. In einzelnen Experimenten besiedelten nur wenige Käfer die dargebotenen Basidiome. Die anderen Käfer befanden sich am Boden der Flugkäfige, waren jedoch nicht breit über die gesamte Bodenfläche verstreut. Vielmehr fanden sich diese *Gyrophanae* hauptsächlich in den Quadranten, die unmittelbar den Käfigwänden angrenzten. Die Beobachtung, daß fliegende Käfer oftmals gegen die transparenten Wände der Käfige prallten und anschließend zu Boden stürzten, kann diese Verteilung der Käfer auf der Bodenfläche erklären und beschreibt gleichzeitig einen Randeffect in den Flugkäfigexperimenten, der einer Ansiedlung der *Gyrophanae* an den dargebotenen Basidiomen entgegensteht. Die spezielle Lebensweise der Pilzkäfer zwischen den Pilzlamellen, läßt auf bevorzugte Bewegungsmuster schließen, in denen die Käfer, über taktile Mechanorezeptoren gesteuert, entlang von Grenzstrukturen laufen. Infolgedessen kann sich nach dem Erreichen der Käfigwand ein Randeffect durch die Bewegungsmuster der Pilzkäfer, die ein dauerhaftes Verbleiben an den vertikal Strukturen auslösen, verstärken. Es ist verständlich, daß diese Randeffecte dem Ansiedlungspotential der Käfer an den mittig im Flugkäfig aufgestellten Basidiomen entgegenlaufen. Vor dem Hintergrund dieser Randeffecte sind die hohen Besiedlungsquoten von über 75 Prozent in den Versuchen 00.06, 00.07, 00.11 und 00.12 um so bemerkenswerter.

4.6.2.4 Besiedlungsstabilität der *Gyrophanae* an den dargebotenen Basidiomen

Bei der Einschätzung der Ergebnisse der Experimente muß das Verhalten der Käfer in den räumlich begrenzten Käfigen berücksichtigt werden. Innerhalb der 24 Versuchsstunden veränderten sich bestandene Basidiombesiedlungen. Dieser Befund leitet sich aus der Auswertungen der Käferverteilungen von Experimenten, in denen zu Versuchsbeginn auf einem der dargebotenen Fruchtkörper Käfer manipulierend ausgebracht wurden, ab. Die am Versuchsende verringerte Käferanzahl am Basidiom dokumentierte das Abwandern der Käfer aus dem Mikrohabitat im Versuchsverlauf. Gelegentlich wechselten die Käfer, wie im Flugkäfigexperiment 00.07, auf einen der anderen dargebotenen Pilzfruchtkörper, in der Mehrheit befanden sich die abgewanderten Käfer jedoch zu Versuchsende am Flugkäfigboden. Das Abwandern der *Gyrophanae* aus den aufgezwungenen Mikrohabitaten (*Megacollybia platyphylla*-, *Marasmius alliaceus*- und *Amanita rubescens*-Basidiome in der Optimalphase) verweist auf eine Empfindlichkeit der *Gyrophanae* gegenüber bestimmten, bisher nicht näher aufgeschlüsselten Basidiomparametern. Auch wenn, wie die Studie aufzeigte, Alterskategorie und der Sporulationszustand der Fruchtkörper bei der Basidiombesiedlung von Gewicht sind, so sind für eine dauerhafte Basidiombesiedlung offensichtlich noch weitere Fruchtkörperfaktoren ausschlaggebend. Um welche Faktoren kann es sich hierbei handeln? Durch die Darbietungsform der Pilzfruchtkörper im Flugkäfigexperiment verringerte sich insbesondere der Wasserhaushalt der Basidiome durch

Transpirationsverluste und der Fruchtkörperverfall beschleunigte sich. Der abnehmende Wasserhaushalt könnte als Negativreiz und der durch beschleunigten Basidiomverfall zunehmende Fäulnisgeruch als gustatorischer und olfaktorischer Negativreiz die Ablehnung der Ursprungsbesiedlung an den Basidiomen zur Folge gehabt haben. Aus zahlreichen Untersuchungen über die Interaktionssysteme zwischen herbivoren Insekten und ihren Wirtspflanzen und entomopathogenen Insekten ist bekannt, daß nicht nur zwei oder drei Parameter darüber entscheiden, ob ein Wirt von dem Insekt besiedelt wird. Eine ganze Anzahl von Parametern, die fortwährend von den visuellen, olfaktorischen und gustatorischen Sinnessystemen des Insektes geprüft werden, und weitere Parameter wie Konkurrenz-, Parasiten- und Prädatorendruck entscheiden letztlich über Annahme oder Ablehnung des Wirtes (siehe hierzu z.B. BAUER, 1999; ZWÖLFER, 1999). Es ist anzunehmen, daß die gleichen Besiedlungsprinzipien auch bei den hier behandelten Insekten-Pilz-Interaktionssystemen gelten. Es zeigt sich also, daß einmal besiedelte Basidiome durchaus wieder verlassen werden können, und daß die im Rahmen dieser Flugkäfigexperimente behandelten Ergebnisse als „scan-sample“-Punkte eines kontinuierlichen Verhaltens der Käfer betrachtet werden müssen.

4.6.3 Zusammenfassende Betrachtung der Flugkäfigversuche

Trotz der aufgezeigten Probleme (hohe Sterblichkeitsraten, Temperatur, Randeffekte, Besiedlungsinstabilität der Käfer am Basidiom) im Versuchsdesign der Flugkäfigversuche bleibt festzuhalten, daß es möglich ist, im Laborexperiment unter Anwendung des Versuchsdesigns der Flugkäfigexperimente weiterführenden Einblick in das Interaktionssystem zwischen Käfern der Gattung *Gyrophana* und ihren agaricoiden Zielpilze *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zu ergründen. Die Käfer diskriminierten in den Flugkäfigversuchen die dargebotenen Fruchtkörper und besiedelten diese teilweise sogar mit sehr hohen Quoten erfolgreich.

Aufgrund der in den Einzelversuchen stark differierenden Besiedlungsquoten wurde postuliert, daß sich die Basidiombesiedlung der *Gyrophanae* in zwei distinkte Phasen, die Ansiedlungs- und die Besiedlungsphase, auftrennt. Durch diese mögliche Besiedlungsstrategie erhält die Nachkommenschaft der *Gyrophanae* für ihre am Basidiom erfolgende Entwicklung eine ausreichend lange Zeitspanne unter stabilen Habitatbedingungen. Die Ergebnisse der weiteren untersuchten Fragestellungen waren relativ uneinheitlich. Aufgrund der Varianzen in der erfolgreichen Basidiombesiedlung ist dieses Ergebnismuster jedoch verständlich. Schlüssige Belege für eine Besiedlungspräferenz eines *Megacollybia platyphylla*-Basidioms bei einer Mehrfachauswahl von gleichwertigen Pilzfruchtkörpern dieser Art, sowie für eine geschlechtsspezifische Abfolge in der Basidiombesiedlung ließen sich in den Flugkäfigversuchen nicht ermitteln. Bei *G. joyioides* und *G. gentilis* wurde eine deutliche Ansiedlungspräferenz für *Megacollybia platyphylla*-Basidiome nachgewiesen, wenn neben diesen Fruchtkörpern auch Basidiome von Pilzarten der Ordnung der Russulales dargeboten wurden. Diese Ansiedlungspräferenz war jedoch bei den männlichen Käfern weniger einheitlich ausgebildet. Als möglicher Hintergrund für dieses

Besiedlungsmuster wurde eine verstärkte primäre Nahrungsspezialisierung bei den weiblichen Käfern und in sekundärer Folge bei den Käferlarven angeführt.

Mit der Untersuchungsmethode der Flugkäfige wurde somit eine Möglichkeit entdeckt, um unter natürlichen Bedingungen im Freiland auftretende Situationen zu modellieren und mit der experimentellen Manipulation verschiedener Faktoren neue Einblicke in das Mikroökosystem der Assoziation zwischen Insekten und den Basidiomen agaricoider Pilzen zu gewinnen.

4.7 Das Interaktionssystem der Staphylinidae *G. gentilis* und *G. joyioides* an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* bzw. *Marasmius alliaceus*

In diesem Punkt wird mit der Diskussion der Ergebnisse der Freilandbeobachtungen und einzelner weiterer Ergebnisse der Laboruntersuchungen versucht, das Interaktionssystem zwischen Käfern und agaricoiden Pilzen erstmals synoptisch zusammenzuführen.

Zunächst erfolgt eine Einschätzung über die Spezifität der untersuchten Interaktionssysteme anhand der Besiedlungsstrukturen der Gyrophaenae. Zur Charakterisierung der spezifischen Interaktionssysteme wird eine Aufschlüsselung des gesamte Entwicklungszyklus' der beiden Käferarten *G. gentilis* und *G. joyioides* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* vorgenommen. Um die vielzähligen Elemente, die den Entwicklungszyklus der Pilzkäfer an den agaricoiden Basidiomen bestimmen, anschaulich darzulegen, werden auch vorangehende Diskussionspunkte aufgegriffen, die Teilaspekte der Interaktion und somit wichtige Elemente des Entwicklungszyklus' der Gyrophaenae beleuchten.

4.7.1 *Gyrophaena*: Betrachtungen über Phänologie, Pilzarten, Besiedlung und Verteilung an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

Nachfolgend wird nun Phänologie und Pilzartenspektrum bei *G. joyioides* und *G. gentilis* näher beleuchtet. Zunächst erfolgt eine Betrachtung der Besiedlung und Verteilung der beiden Käferarten an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Es wird die Frage behandelt, ob es sich bei den Käfer-Pilz-Assoziationen um spezifische Bindungen handelt und es wird den Ursachen dieser Bindung nachgegangen.

4.7.1.1 Das Artenspektrum der mit Gyrophaenae besiedelten agaricoiden Pilze

In Tabelle 54 sind die Ergebnisse von Zufallsaufsammlungen von Fruchtkörpern verschiedener Pilzarten aus den drei Waldgebieten aufgeführt, an denen Käfer der Gattung *Gyrophaena* vorgefunden wurden. Die Besiedlungsdaten der *Gyrophaena*-Arten dokumentieren, daß die Käfer der Gattung *Gyrophaena* nicht nur die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* besiedeln. Es stellt sich somit zunächst die

Frage, wie spezifisch die Interaktionsbeziehungen zwischen den Käfern der Gattung *Gyrophana* und den Pilzfruchtkörpern der Arten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* sind, wenn durchaus auch andere Basidiome von den *Gyrophana*-Arten besiedelt werden. Auch wenn der Untersuchungsansatz, auf den sich diese Ergebnisse gründen, nicht repräsentativ sein kann, da die Artenliste keinen Anspruch auf Vollständigkeit hat, lassen sich aus den Daten einige interessante Gesichtspunkte zur Frage nach der Assoziationsqualität zwischen *Gyrophana* und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gewinnen.

Letztlich besiedeln die *Gyrophanae* die Basidiome einer ganzen Anzahl von verschiedenen agaricoiden Pilzarten aus unterschiedlichen Pilzfamilien. In Tabelle 54 sind 29 Pilzarten aus sieben Pilzfamilien aufgeführt, die in den Aufsammlungen von den Staphyliniden besiedelt waren. Nach den Funddaten lassen sich jedoch nur sechs engere Assoziationen zwischen Pilzkäfern und den Basidiomen von Pilzarten aufdecken.

Nach Beurteilung der Individuenzahlen und der Besiedlungskonstanz zählen zu den eindeutig spezifischen *Gyrophana*-Habitaten in dieser Studie lediglich die Basidiome der Pilzarten *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* und *Pluteus cervinus*. Es ist bemerkenswert, daß die Basidiome von allen drei Pilzarten mehrere Grundgemeinsamkeiten aufweisen, die augenscheinlich für die enge Assoziation mit den *Gyrophanae* von Bedeutung sind. In Punkt 4.4 wurden derartige Grundgemeinsamkeiten bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* näher aufgeführt. Auch *Pluteus cervinus* besiedelt stärker zersetztes, am Boden liegendes und häufig mit Moospolstern bewachsenes Totholz von Kronenästen oder Stämmen, vornehmlich der Buche. *Pluteus cervinus* produziert ebenfalls glatte wenig differenzierte Basidiosporen und verfügt über einen mehrmonatigen potentiellen Fruktifikationszeitraum, in welchem der Pilz bei günstiger Witterung durchaus zahlreich fruktifiziert. Ob das von WHITE (1977) ferner als *Gyrophana*-Besiedlungskriterium angeführte Sporenvolumen von unter $200\mu\text{m}^3$ gleichfalls eine weitere bedeutende Grundgemeinsamkeit für die zu beobachtende Besiedlungspräferenz darstellt, mag dahingestellt sein. Zumindest erfüllen alle drei Pilzarten mit den bei BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991, 1995) angeführten Angaben zu dem Volumenmittel (V_m) der Basidiosporen (*Megacollybia platyphylla*: V_m : $167\mu\text{m}^3$, *Marasmius alliaceus*: V_m : $208\mu\text{m}^3$ und *Pluteus cervinus*: V_m : $112\mu\text{m}^3$) das von WHITE (1977) angeführte Kriterium adäquat. Ein auffallender Unterschied zeigt sich jedoch in der Lamellenstruktur von *Pluteus cervinus* gegenüber *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Stehen bei letztgenannten Pilzarten die Lamellen weit auseinander, so sind sie bei *Pluteus cervinus* außerordentlich dichtgedrängt. Obwohl nahe beieinander stehende Lamellen bei hoher Feuchte sehr leicht miteinander verkleben und den Pilzkäfern dadurch hinderlich werden, scheint somit der Lamellenabstand als bestimmendes Qualitätskriterium für die Wahl der Mikrohabitate von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Von weit höherer Bedeutung scheint hingegen die Bindung der Pilzart an Totholz zu sein. Die Wasserspeicherkapazität des Holzes wurde unter Punkt 4.4 als wichtiges Kriterium für die Besiedlungspräferenz der Gattung *Gyrophana* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus*

und *Megacollybia platyphylla* betont. Weitere Käferfunde der Gattung *Gyrophana* an den Basidiomen totholzabbauender Pilzarten (*Armillaria mellea* agg., *Marasmiellus ramealis*, *Mycena galericulata*, *Pluteus salicinus*, *Hypholoma fasciculare*, *Hypholoma sublateritium*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Pholiota aurivella* und *Gymnopilus penetrans*) geben ein anschauliches Argument für die Bedeutung dieses Kriteriums in der Assoziation der *Gyrophanae* mit Basidiomen der agaricoiden Pilzen. Auch wenn in dieser Studie die Basidiome der hier genannten holzabbauenden Pilzarten in Teilen eine höhere Besiedlungsquote aufwiesen, so erreichte die *Gyrophana*-Besiedlung nie ein Niveau, das die Klassifizierung einer stärkeren Käferbindung gerechtfertigen würde. Deshalb sind die Fruchtkörper dieser totholzabbauenden Pilzarten hier in keinem Fall als erkennbar näher mit *Gyrophanae* assoziiert gewertet.

Aber nicht nur an den Basidiomen totholzbesiedelnder Pilzarten waren die *Gyrophanae* zu finden. Zu den sechs Pilzarten, deren Basidiome in dieser Studie in eine engeren Beziehung zu den Käfern der Gattung *Gyrophana* gesehen werden, gehören *Lepista nebularis* und *Lepista nuda*. Allerdings erreichten die *Gyrophanae* bei beiden Pilzarten weder die Individuenzahlen noch die Stetigkeitswerte, die an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* oder *Pluteus cervinus* festgestellt wurden. Die vor allem *Lepista nebularis* kennzeichnende, erst im späteren Herbst einsetzende Fruktifikation, die nach BREITENBACH und KRÄNZLIN (1991) von Herbst bis Frühwinter reicht, kann hier aufgrund der kühleren Außentemperaturen als Schlüsselkriterium für die zurückhaltende *Gyrophana*-Besiedlung angesehen werden.

Bei totholzbesiedelnden Pilzarten kann das Totholz eine Funktion als effizienter Wasserspeicher übernehmen und damit nicht nur eine Pilzfruktifikation auch in sommerlichen Phasen ermöglichen, sondern auch zur längeren Standzeit der Basidiome und zu einem mikroklimatisch stabileren Umfeld führen. Bei *Lepista nebularis* und *Lepista nuda* können insbesondere die auffallend großen Fruchtkörper (*Lepista nebularis*: Hutdurchmesser 70-150 (200)mm, *Lepista nuda*: Hutdurchmesser: 50-150 (200)mm, (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1991)) ein eigenes Wasserreservoir stellen und somit das Mikroklima am Basidiom stabilisieren. Die massigen Basidiome bieten überdies eine großflächige und somit auch visuell attraktive Habitatressource.

Die sechste Pilzart, deren Basidiome in dieser Studie in näherer, wenn auch in schwacher Assoziation zu Käfern der Gattung *Gyrophana* standen, war *Clitocybe odora*. An den insgesamt selten und ausschließlich im Waldgebiet Lahnberge besiedelten Basidiomen dieser Pilzart wurden mehrmalig exklusiv *G. affinis* in größeren Individuenzahlen vorgefunden. Allerdings besaßen diese Besiedlungsfunde eine schwache Konstanz. Aufzeichnungen von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) und BENICK (1952) unterstützen die Möglichkeit der hier vermuteten Art-Art-Beziehung zwischen *G. affinis* und *Clitocybe odora* nicht. Die Autoren fanden zwar gleichfalls Individuen der Gattung *Gyrophana* an den Basidiomen dieser Pilzart, jedoch in keinem Fall *G. affinis*. Diese divergierenden Befunde mögen nun ein weiterer Beleg für die außerordentliche Variabilität in dem Interaktionssystem zwischen Käfern der Gattung *Gyrophana* und den Basidiomen der agaricoiden Pilzarten

sein, sie können aber auch aufzeigen, wie bescheiden und undetailliert diese Interaktionssysteme bis heute erforscht sind.

Alle weiteren in der Tabelle 54 mit „+ (?)“ gekennzeichneten Pilzarten stehen gleichfalls in einer näheren, wenn auch wohl weitläufigeren Beziehung zu den Käfern der Gattung *Gyrophana*. Hingegen handelt es sich bei den *Gyrophana*-Funden an den Basidiomen der mit „o“ gekennzeichneten Pilzarten, wohl ausschließlich um Zufallsfunde, so daß hier keine engere Bindung zwischen den Käfern der Gattung *Gyrophana* und den agaricoiden Pilzarten anzunehmen ist. Zurückkehrend zur Frage nach der Spezifität der Interaktion von *G. joyioides* und *G. gentilis* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*, bleibt festzuhalten, daß die Auflistung in Tabelle 54 eine ganze Anzahl von Basidiomen unterschiedlicher Pilzarten auflistet, die von *Gyrophanae* besiedelt werden. Jedoch nur bei drei Arten, *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* und *Pluteus cervinus*, ließ sich infolge der Besiedlungskonstanz und der Individuenzahlen am Basidiom eine eindeutig spezifische Assoziation herausstellen. Trotz der Vielzahl an besiedlungsfähigen Pilzarten betont die in Tabelle dargelegte Datengrundlage die Interaktionsspezifität in den drei Bisystemen.

Die in Tabelle 51 angeführte außerordentliche Besiedlung eines *Amanita rubescens*-Fruchtkörpers schneidet eine weitere Frage an, weshalb nicht auch die anderen Basidiome dieser Pilzart von den *Gyrophanae* besiedelt werden, wenn doch zumindest dieser eine Fruchtkörper nicht nur als Refugium, sondern in spezialisierter Weise auch zur Aufzucht der Nachkommenschaft genutzt wurde? Diese Frage gewinnt an Brisanz, da die Fruktifikationsstruktur von *Amanita rubescens* Anklänge an das Fruktifikationsverhalten von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zeigt. *Amanita rubescens* fruktifizierte nicht nur in den in den Waldgebieten Lahnberge und Schönbuche in höherer Abundanz, sondern wird überdies allgemein als häufige Pilzart beschrieben (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1995). Überdies verfügt *Amanita rubescens* mit einer Fruktifikationszeit vom Vorsommer bis Herbst (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1995) über einen vergleichbar langen potentiellen Fruktifikationszeitraum wie auch *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Somit böten die Basidiome von *Amanita rubescens* eigentlich gute Voraussetzungen für eine regelmäßige Basidiombesiedlung, die jedoch von den *Gyrophanae* offensichtlich nicht wahrgenommen wird. Dieser erstaunliche Sachverhalt gilt jedoch nicht nur für *Amanita rubescens*, sondern, für eine ganze weitere Reihe von Pilzarten. Die Daten in Tabelle 54 verdeutlichen, daß eine Anzahl von Pilzfruchtkörpern prinzipiell von den *Gyrophanae* besiedelt werden kann, eine kontinuierlichere Besiedlung jedoch letztlich unterbleibt.

Die intra- und interspezifisch aggregierende *Gyrophana*-Besiedlung an einem *Amanita rubescens*-Basidiom fiel in eine Phase allgemein geringer Pilzfruktifikation, in der im Waldgebiet Lahnberge auch keine *Megacollybia platyphylla*- oder *Pluteus cervinus*-Fruchtkörper gefunden wurden. Nach diesem Befund sind die *Gyrophanae* offenkundig in der Lage, einen von außen auf das Interaktionssystem einwirkenden Druck, zum Beispiel durch ausbleibende Fruktifikation der primär assoziierten Pilzarten, auszuweichen, indem sie auf die Basidiome einer Pilzart überwechseln, die eigentlich nicht zum engeren Kreis der

assoziierten Pilzarten gehört. Nun nutzten die Käfer diesen Pilzfruchtkörper von *Amanita rubescens* nicht nur als Refugium zur Nahrungsversorgung, als sogenannten „Standpilz“ (nach SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948). Die *Gyrophæna*-Larvenfunde belegten, daß die Käfer auch ihre Nachkommenschaft am Basidiom hervorbrachten. Die Fruchtkörper dieser Pilzart wären demnach und auch nach SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) als Brutpilz für die Gattung *Gyrophæna* einzuklassifizieren. Vor dem Hintergrund der aufgezeigten hohen Varianzen in den Interaktionssystemen erscheint die von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) angeregte Trennung der Pilze in Brutpilz und Standpilz jedoch kaum haltbar. Bei der hohen Variabilität im Interaktionssystem stellt sich zwangsläufig die Frage, ob unter bestimmten Bedingungen eine als Standpilz einklassifizierte Pilzart nicht doch einmal *Gyrophæna*-Larven aufweisen kann und sich somit letztlich auch als Brutpilz erweist. Auch die Ausführungen, ein Brutpilz kennzeichnet sich durch einen Überschuß an weiblichen Käfern, während der Standpilz ein Überschuß an Männchen trägt (SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948), erscheint vor den hohen Besiedlungsvarianzen nicht plausibel und wurde zudem hinsichtlich der Charakterisierung eines Brutpilzes durch das ausgeglichene Geschlechterverhältnis an den *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen nicht bestätigt. Aus den genannten Gründen wird hier vorgeschlagen, die sich tatsächlich in der Tabelle 54 widerspiegelnde unterschiedliche Besiedlungsspezifität an den Basidiomen der verschiedenen agaricoiden Pilzarten durch eine Klassifizierung in Rangstufen (1. Kategorie, 2. Kategorie, 3. Kategorie, usw.) zu unterteilen. Die Pilzarten *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* und *Pluteus cervinus* wären dann eine Habitatressource erster Kategorie, während *Lepista nebularis*, *Lepista nuda* oder etwa *Clitocybe odora* als Habitatressourcen zweiter oder höher liegender Kategorie zu klassifizieren wären. Die Basidiome der Pilzarten der höheren Kategorien könnten für eine höhere Plastizität in der Assoziation zwischen den Gyrophænae und den agaricoiden Pilzen sorgen, indem sie den Pilzkäfern als Überbrückungshabitate dienen. Dabei können die Pilzkäfer diese Basidiome zur Überbrückung von Zeitphasen nutzen, in denen keine oder nur wenige Pilzarten der ersten Kategorie fruktifizieren. Die Basidiome können den Käfern jedoch auch als Überbrückungsressourcen dienen, um in einem Areal größere Distanzen bei längeren Migrationsbewegungen erfolgreich zu überwinden. So können die Käfer trotz ihrer Gebundenheit an die diskontinuierlichen und stark verinselten Mikrohabitate von Pilzen der ersten Kategorie durch die Pilzarten anderer Kategorien Ausweichhabitate erfahren. Diese können, selbst wenn sie mindere Habitatqualitäten besitzen, letztlich jedoch wertvolle räumliche und zeitliche Trittsteine bilden, die die Pilzkäferpopulationen auch außerhalb eines Angebots an präferierten Habitatressourcen stabilisieren.

Obwohl die Gyrophænae die Pilzarten der höheren Kategorien gleichfalls besiedeln und hier auch Nachkommenschaft hervorbringen können, scheint ihre Ressourcenqualität gegenüber den Basidiomen der Pilzarten der ersten Kategorie verringert, da sie nicht in der entsprechenden Konstanz besiedelt werden. Minderwertige Nahrungsqualität, die schließlich zu geringeren Aufzuchterfolgen bei den Käferlarven führt, könnte eine Rolle spielen. Aber auch eine schlechtere Erkennungsleistung der Ressourcenquelle ist in Erwägung zu ziehen, in deren Folge sich ein spezialisiertes Interaktionssystem zwischen den Käfern und den

Basidiomen der Pilzart nicht entwickelte. Im speziellen Fall der Art *Amanita rubescens*-Basidiome gilt es auch zu berücksichtigen, daß es sich bei dieser Pilzart nicht etwa wie bei *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* und *Pluteus cervinus*, um eine totholzabbauende und somit totholzgebundene Pilzart handelt, sondern um einen Mykorrhizabildner. Allerdings stehen auch Totholzabbauer wie *Hypholoma fasciculare*, *Hypholoma sublateritium* oder *Kuehneromyces mutabilis* nach dem in dieser Studie ermittelten Besiedlungsdaten nicht unmittelbar in einer näheren Assoziation zu den Käfern der Gattung *Gyrophana*, gleichwohl diese wiederum von BENICK (1952), RUSCH (1990) oder SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) in einer engeren Assoziation gesehen werden. Hier ist die für *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiome herausgestellte charakteristische Verfallsphase, die das Besiedlungsfenster erweitert, zu beachten. Bei vielen Pilzarten ist das Besiedlungsfenster der Basidiome aufgrund des Faulzustandes der Fruchtkörper in der Verfallsphase nicht entsprechend gestreckt und somit der Zeitraum für Besiedlung und Larvenaufzucht in einem stabilen Habitatumfeld verringert. Letztlich sind wegen der hohen Besiedlungsvarianzen weitergehende Untersuchungen mit detaillierteren Angaben über die zeitliche und räumliche Besiedlungskonstanz notwendig, um die Klassifizierungen der Pilzarten als Habitatressourcen auf eine sichere Datengrundlage zu stellen.

Die Analyse der Besiedlungsstruktur der Käfer der Gattung *Gyrophana* an den Basidiomen agaricoider Pilze macht deutlich, daß die Käfer in dieser Studie lediglich die Basidiome von *Megacollybia platyphylla*, *Marasmius alliaceus* und *Pluteus cervinus* stetig und konstant besiedelten. Es kann also lediglich in diesen Fällen von einem spezifischen Interaktionsgeschehen ausgegangen werden. Als wesentliche interaktionsfördernde Elemente sind bei diesen drei totholzabbauenden Pilzarten die weite Verbreitung, die hohe Fruchtkörperabundanz und der lange potentielle Fruktifikationszeitraum herauszustellen. Auch die vergleichbare Basidiosporenstruktur und das eher geringe Sporenvolumen, das den *Gyrophanae* eine Nahrungserschließung erleichtern könnte, wird als Kriterium angesehen. Insgesamt kennzeichnet sich die Besiedlungsstruktur der *Gyrophanae* an den agaricoiden Basidiomen jedoch durch eine auffällige Heterogenität. Die *Gyrophanae* besiedelten nicht nur die Basidiome von Pilzarten, die unterschiedlichen Pilzfamilien zugeordnet sind, sondern zeigten überdies an diesen Pilzarten starke Schwankungen in der Besiedlungskonstanz, die sich anschaulich in dem mit 245 Käferindividuen herausragend besiedelter Einzelfund von *Amanita rubescens* manifestiert. Da zudem sich auch die Funde der *Gyrophana*-Larven an den Fruchtkörpern der Pilzarten durch hohe Variabilität kennzeichneten, die aufgrund der Besiedlungsstruktur mit adulten *Gyrophana*-Arten eine geringe oder fehlende Assoziation aufwiesen, ist die von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) benannte Trennung zwischen Stand- und Brutpilz kaum aufrecht zu halten. Es wird vielmehr vorgeschlagen, die Pilzarten in verschiedene Kategorien einzuklassifizieren, die die Besiedlungsstruktur und das Assoziationsniveau der Käfer zur Pilzart widerspiegeln. Die Basidiome der Pilzarten, die aufgrund der Besiedlungsdaten augenscheinlich nicht in direkter assoziativer Bindung mit den *Gyrophanae* stehen, können jedoch als zusätzliche Überbrückungshabitate für eine erhöhte

zeitliche und räumliche Plastizität in der Assoziation zwischen den Gyrophaenae mit den agaricoiden Pilzen sorgen, und das Überleben der *Gyrophaena*-Arten in ihren verinselt dispers verteilten, diskontinuierlichen und kurzlebigen Habitatressourcen erleichtern.

Der Datenvergleich zwischen und mit vorliegenden Literaturangaben (EISFELDER, 1961, 1963; RUSCH, 1990) verdeutlicht elementare Grundprobleme in den Klassifizierungen der Bindungsqualitäten zwischen Pilzkäfern und den Makromyzetenfruchtkörpern. EISFELDER (1961) beschreibt *Kuehneromyces mutabilis* als eine Pilzart mit starkem und typisierendem Käferbefall. RUSCH (1990) spezifiziert die Aussage und führt *Kuehneromyces mutabilis* als eine Pilzart an, deren Basidiome von zahlreichen *Gyrophaena*-Arten besiedelt werden. In dieser Studie konnte eine besondere Käferbindung, nicht nachgewiesen werden. Wie in Tabelle 54 aufgezeigt, kann dieses Ergebnis jedoch durch die geringen Fruchtkörperfunde überprägt sein. Weiterhin berichtet EISFELDER (1963) über eine bevorzugte *Gyrophaena*-Besiedlung an *Inocybe*-Basidiomen. RUSCH (1990) bestätigt nun in seiner Untersuchung das Vorkommen von *Gyrophaena*-Arten an Fruchtkörpern der Cortinariaceae, führt jedoch keine *Inocybe*-Arten an, die sich durch eine Besiedlung mit dieser Käfergattung kennzeichnen. In dieser Studie waren aufgesammelte Fruchtkörper von *Inocybe*-Arten nicht mit Käfern der Gattung *Gyrophaena* besiedelt. Andererseits beschreibt EISFELDER (1961) ohne nähere Artenspezifizierung, die Gattung *Hypholoma* als eine agaricale Pilzgruppe, die sich durch geringen Käferbefall kennzeichnet. RUSCH (1990) führt nun aber ausgerechnet *Hypholoma fasciculare* als eine Pilzart an, deren Basidiome von zahlreichen *Gyrophaena*-Arten besiedelt werden. Auch in dieser Studie waren die Fruchtkörper von *Hypholoma fasciculare* mit *Gyrophaena*-Arten besiedelt. Letztlich war die Besiedlungskonstanz und die Individuenzahl jedoch auf insgesamt so niedrigem Niveau, daß eine gesicherte nähere Bindung nicht klassifiziert wurde. Auf der Basis dieser divergierenden zum Teil widersprüchlichen Ausführungen über die Bindungsqualitäten zwischen Pilzkäfern und agaricoiden Pilzen wird deutlich, daß genaue und aussagekräftige Berichte über die hier behandelten Insekten-Pilz-Assoziationen nur dann möglich sind, wenn, wie in dieser Studie für *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gezeigt, das Artniveau der interagierenden Organismen Berücksichtigung findet und eine detaillierte und umfangreiche Analyse der Käferbesiedlung unter Berücksichtigung der vielzählig hier aufgezeigten äußeren Einflußfaktoren erfolgt. Aufgrund der hohen Variabilität, die bereits dem Mikrohabitat der agaricoiden Basidiome innewohnt (siehe Abbildung 73) und die zusätzlich durch die zahlreich auf das System einwirkenden Einflußfaktoren verstärkt wird (siehe Abbildung 75), können Untersuchungen auf Gattungs- oder gar Familienniveau und ohne eine detaillierte Aufschlüsselung der Besiedlungsstruktur, wie sie bisher hauptsächlich betrieben wurden (BENICK, 1952; EISFELDER, 1961, 1963; RUSCH, 1990; SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948), nur in einem groben Maßstab und zudem auch nur ungenaue Einblicke in die komplexen Strukturen der Interaktionssysteme zwischen Käfern und agaricoiden Basidiomen geben.

4.7.1.2 Ein Vergleich zwischen dem potentiellen Fruktifikationszeitraum von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit den *Gyrophæna*-Funden

Zunächst wird die Phänologie der beiden Käferarten mit dem potentiellen Fruktifikationszeitraum der beiden Pilzarten verglichen. Dieser Punkt hat die Zielsetzung, den symmetrischen Verlauf zwischen der Aktivitätsdichte der Käfer und der Phänologie der Pilzfruktifikation von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zu dokumentieren. In der vorliegenden Untersuchung wurden für den Untersuchungszeitraum von Juli 1997 bis Juli 2000 aufgezeigt, daß die beide adulten *G. joyioides* und *G. gentilis* Käferarten mit höheren Individuenzahlen durchgehend in den Monaten Mai bis September auftraten (siehe Tabelle 53). *G. joyioides* wurden zudem noch im Oktober und bei *G. gentilis* sogar noch im November in der Laubstreu registriert. Weitere Datenpunkte für den angestrebten Vergleich der Aktivitätsdichte der beiden Käferarten *G. joyioides* und *G. gentilis* mit dem Fruktifikationszeitraum der Pilze lassen sich einer von GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) aufgezeigten Fruktifikationsphänologie von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* finden. Tabelle 70 nimmt eine Gegenüberstellung der Funddaten und der Literaturdaten vor.

Tabelle 70: Gegenüberstellung der Aktivitätsdichten von *G. joyioides* und *G. gentilis* mit Angaben zur Phänologie der Fruktifikation von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. * Die Angaben zur Fruktifikationsphänologie von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* entstammen den Daten von GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001). X: hohe Individuenzahlen, x: Einzelfunde.

Art	Monate eines Jahres											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>G. joyioides</i>					X	X	X	X	X	x		
<i>G. gentilis</i>					X	X	X	X	X		x	
<i>Megacollybia platyphylla</i> *	2	1	2	3	123	214	251	402	221	176	15	2
<i>Marasmius alliaceus</i> *				1	10	14	22	72	182	156	41	2

Es wurde ausgeführt, daß die Pilzfruktifikation und auch die Käferbesiedlung an den Basidiomen stark witterungsabhängig ist. Die von GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) angegebenen Fruchtkörperfundzahlen können somit lediglich in einer groben Silhouette den jährlichen Fruktifikationsverlauf der beiden Pilzarten wiedergeben. Trotz dieser Einschränkung entspricht der von den Autoren erwähnte Fruktifikationszeitraum weitgehend den in der vorliegenden Studie vorgefundenen Fruktifikationszeiten der beiden Arten. Für *Megacollybia platyphylla* wurde ein potentielles Intervall von Mai bis Oktober festgestellt, während *Marasmius alliaceus* eine eingeschränkere jahreszeitliche Fruktifikation von Juli bis Oktober zeigte. Die Angaben von GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) dokumentieren bei *Marasmius alliaceus* ein etwas breiteres potentielles Fruktifikationsfenster. Im Gegensatz zu *Megacollybia platyphylla* steigt jedoch bei *Marasmius alliaceus* die Fruchtkörperproduktion erst ab dem Monat August sprunghaft an.

Die in der vorliegenden Studie erzielten, in den Tabellen 53 und 70 angeführten Daten der monatlich gegliederten Käferfunde von *G. joyioides* stimmen weitgehend mit den Angaben von RUSCH (1990) überein. Der Autor stellte ein Vorkommen der Käfer von Juni bis

September fest. Bei *G. gentilis* wird jedoch ein deutlicher Unterschied in den Funddaten offenkundig. RUSCH (1990) führt für *G. gentilis* eine biphasische Aktivitätsdichte in den Monaten Juni und August an und steht mit dieser Aussage in gutem Einklang mit Ausführungen von BATTEN (1973), der *G. gentilis* in Holland als bivoltine Käferart charakterisiert. Diese biphasische Aktivitätsdichte kann für *G. gentilis* in dieser Studie aufgrund der durchgängigen Käferfunde an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in den Monaten Mai bis September eindeutig nicht bestätigt werden. Auch darf aufgrund der hier vorliegenden Datengrundlage bezweifelt werden, daß es sich bei *G. gentilis* um eine bivoltine Käferart handelt. Mit der in mehrere einzelne Fruktifikationsintervalle zergliederten, mehrmonatigen potentiellen Fruktifikationsperiode von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* ist eine Grundvoraussetzung geschaffen, mehrmals im Jahr in den jeweiligen Fruktifikationsfenstern einen neuen Lebenszyklus zu durchlaufen und neue Käfergenerationen hervorzubringen. Aufgrund der fehlenden Datengrundlage, wo und in welchem Zustand sich die Gyrophaenae außerhalb der distinkten Fruktifikationsintervalle der Pilzarten der ersten Kategorie aufhalten, ist bisher nach wie vor nicht hinreichend geklärt, ob es sich bei den Subpopulationen der Gyrophaenae an den Pilzfruchtkörpern in den einzelnen Fruktifikationsfenstern, um distinkte oder aber um kontinuierliche Populationen handelt. Einige Beobachtungen sprechen jedoch für eine kontinuierliche Populationsstrategie. Die *Gyrophaena*-Funde im Oktober und November in der Laubstreu (siehe hierzu Tabellen 53 und 70), deuten darauf hin, daß sich die adulten Käfer zum Überwintern in die Streuschicht des Bodens zurückziehen. Auch WHITE (1975) zitiert in WHITE (1977) erwähnt das Überwintern adulter Gyrophaenae in den Monaten November bis März zwischen Graswurzeln und in sich zersetzendem Totholz. Die in dieser Studie getätigte Beobachtung von Gyrophaenae, die in den Bohrgängen lebten, die von Scolytiden in den Stammbereich einer gestürzten Buche getrieben waren, bestätigt den von dem Autor angeführten Aufenthaltsort in Totholz. Ob dieses Refugium den adulten Käfern tatsächlich auch als Überwinterungslager dient, läßt sich jedoch mit dieser Beobachtung nicht bestätigen.

Auch wenn die genaue Populationsstruktur der Gyrophaenae aufgrund der unzureichend geklärten Frage, wo und in welchem Zustand sich die Pilzkäfer außerhalb der Fruktifikationsintervalle der Pilze aufhalten, nicht eindeutig aufgelöst werden kann, ist bei der angeführten Fruktifikationsstruktur von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* und bei den beständigen monatlichen Käferfunden davon auszugehen, daß es sich bei *G. joyioides* und *G. gentilis* um polyvoltine Käferarten handelt. Die polyvoltine Lebensweise ist zudem als eine vorteilhafte Strategie bei der spezialisierten Besiedlung diskontinuierlicher und kurzlebiger Habitatressourcen anzusehen, um das Artüberleben in dieser speziellen Habitatnische dauerhaft aufrechtzuerhalten. So weist VÖLKL (1995) mit dem Artüberleben in anthropogen gestörten Systemen darauf hin, daß polyvoltine Tierarten besser externe Störungen kompensieren können, da sie durch mehrfache Eiablageperioden störungsbedingte Verluste ausgleichen können. Wird bei VÖLKL (1995) der anthropogene Einfluß als Störgröße in einer Biozönose herangezogen, so birgt in dem hier vorliegenden

Interaktionssystem zwischen Pilzkäfern und agaricoiden Basidiomen die Diskontinuität der Habitatressource den Störfaktor in sich.

Insgesamt zeigt sich eine hohe und stetige monatliche Synchronisation zwischen der Phänologie der Fruchtkörper der beiden Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit dem Auftreten der diese Fruchtkörper dominierend besiedelnden Käferarten *G. joyioides* und *G. gentilis*. Lediglich im Oktober trat bei den Käferfunden eine Depression ein, obwohl nach eigenen Funden und den Literaturangaben in diesem Monat beide Pilzarten durchaus noch fruktifizieren. Insbesondere die im Herbst absinkende Außentemperatur und die im Vergleich zum Sommer, nun eher breit verteilt aufkommenden Niederschläge sind hier als Faktoren für die Asymmetrie zwischen Habitatangebot und Käferfunden anzunehmen. Wie in Abbildung 75 aufgezeigt, ist letztlich für die Etablierung der hier betrachteten Käfer-Pilz-Interaktionen das Zusammenspiel zahlreicher Einflußfaktoren entscheidend. Die hier aufgezeigte monatliche Synchronisation zwischen den beiden interagierenden Organismen stellt jedoch eine Grundvoraussetzung für die spätere Realisation dieser Interaktion.

4.7.2 Der Entwicklungszyklus der Staphylinidae *G. gentilis* und *G. joyioides* an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* bzw. *Marasmius alliaceus*

Nachdem in den vorherigen Punkten die spezifische Assoziation zwischen den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit den besiedelnden Käferarten *G. joyioides* und *G. gentilis* festgestellt wurde, erfolgt in den nachfolgenden Punkten eine genaue Betrachtung der spezifischen Interaktionsmechanismen. Diese betrifft das Auffinden, die Ansiedlung und die Verhaltensweisen der Käfer in ihrem Mikrohabitat.

4.7.2.1 Anflug und beginnende Ansiedlung der Käfer an den Basidiomen

Der Anflug und die Ansiedlung der Pilzkäfer an die agaricoiden Basidiome sind fundamentale Interaktionselemente, da sie über die Realisation der Interaktion entscheiden. Die Etablierung einer Interaktion wird nur erfolgen, wenn die Insekten die agaricoiden Basidiome in ausreichender Anzahl und Kontinuität besiedeln können, ohne sich dabei in ihren aufzuwendenden Energiekosten zu erschöpfen, die sie durch die Suche nach geeigneten Pilzfruchtkörpern erbringen müssen. In den nächsten Punkten werden verschiedene Parameter analysiert, die unmittelbar auf den Anflug und die Ansiedlung der Gyrophaenae an die agaricoiden Basidiome einwirken.

4.7.2.1.1 Witterungsfaktoren als ansiedlungsbeeinflussender Parameter

Zunächst werden verschiedenen Faktoren besprochen, die in der Ansiedlungsphase einen Einfluß auf die Etablierung des Interaktionssystems haben. Anfänglich werden verschiedene Witterungsfaktoren untersucht.

4.7.2.1.1.1 Niederschläge

Unter Punkt 4.2.1.2.1.3.1 wurden Niederschläge als ein wichtiger, die Basidiombesiedlung beeinflussender Faktor herausgestellt. Die Regentropfen und das sich im Boden an Pflanzen und Pilzfruchtkörpern sammelnde Niederschlagswasser behindert die Insekten in ihren Aktivitäten. Insbesondere kleine Insekten mit unzureichendem hydrophoben Integument, wie die Gyrophaenae haben dann Schwierigkeiten, sich aus Wassertropfen zu befreien, die den Körper umschließen. Die bewegungseinschränkende Wirkung des freien Wassers auf die Gyrophaenae ist so effektiv, daß sie in der vorliegenden Studie sogar funktionell genutzt wurde. Die Tiere wurden im Labor in einen Wassertropfen gegeben und durch diesen Kunstgriff die Bewegungsmöglichkeit der Käfer soweit herabgesetzt, daß diese auch lebend einer exakten Arten- und Geschlechtsdetermination unterzogen werden konnten. Unter diesen Umständen ist es leicht verständlich, daß Niederschläge die Flugaktivitäten der Gyrophaenae einschränken und eine Ansiedlung am Basidiom im starken Regen unterbleibt.

4.7.2.1.1.2 Temperatur

Da sich die Gyrophaenae aus dem Flug heraus an ihren Mikrohabitaten ansiedeln, ist die Flugbereitschaft für die Initialisierung der Interaktion von Bedeutung. Bereits in der Diskussion der Flugkäfigversuche wurde ein Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Flugaktivität der Käfer hergestellt und auf die Verbindung zwischen der Außentemperatur und der Leistungsfähigkeit der Flugmuskulatur hingewiesen. In den Flugkäfigversuchen zeigten die Gyrophaenae bei 10°C und 14°C noch keine, jedoch bei 18°C eine rege Flugaktivität. Im Freiland wurden in unmittelbarer Nähe von *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen schwärmende Gyrophaenae bereits bei niedrigeren Temperaturen von 13,5°C und 16,0°C beobachtet. Vor dem Hintergrund dieser divergierenden Beobachtung erscheint es wahrscheinlich, daß die innere Flugbereitschaft der Käfer durch die positive Wirkung weiterer Einflußfaktoren aufgebaut werden kann und so der Temperaturfaktor in Abhängigkeit der weiterhin einwirkenden Einflußgrößen innerhalb bestimmter Grenzen variiert. Diese Überlegung sollen darauf verweisen, daß das Fenster der Interaktion nicht sofort geschlossen ist, wenn ein Interaktionsparameter nur unzulänglich erfüllt ist. Vielmehr scheint es durch die Vielzahl der auf das System einwirkenden Einflußfaktoren (siehe Abbildung 75) durchaus zu ausgleichenden positiven synergistischen Effekten zwischen einzelnen Parametern kommen zu können. Mittels dieser Variabilität könnte ein eigentlich für die Etablierung der Interaktion abträglichen Faktor überbrückt werden.

4.7.2.1.1.3 Luftfeuchte

Staphylinidae sind aufgrund ihrer Körperform stark austrocknungsempfindliche Insekten. Da fliegende Insekten nach HOFFMANN (1995) generell durch eine erhöhte Transpirationsrate einem zusätzlichen Wasserverlust ausgesetzt sind, ist die aktuelle relative Luftfeuchte ein weiterer Parameter, der die Flugaktivitäten der Gyrophaenae und somit auch die Etablierung der Interaktion beeinflusst. Aus dem Zusammenspiel zwischen den Einflußfaktoren Temperatur und Luftfeuchte wird verständlich, daß der in der vorliegenden Studie

beobachtbare Schwärmflug der *Gyrophanae* in den späten Nachmittagsstunden zwischen 16:00 und 18:00 Uhr stattfand. In dieser Zeit steigt normalerweise die über Mittag abgesunkene relative Luftfeuchte wieder an und das Temperaturniveau liegt noch in Bereichen, die im Freiland eine Flugaktivität zulassen.

4.7.2.1.1.4 Wind

In den Flugkäfigversuchen zeigte sich, daß die *Gyrophanae* einen Aufprall an die Käfigwände nicht abfangen können und sofort zu Boden stürzen. Auch bei schwachen Luftturbulenzen, hervorgerufen durch leichtes Anpusten, fallen die Käfer rasch zu Boden. Ob es sich dabei um einen kontrollierten Absturz handelt, um nicht von der Luftströmung mitgerissen zu werden, oder aber um den Verlust der Kontrolle über die Fluglokomotion bleibt fraglich. Im Ergebnis behindern jedoch Luftturbulenzen offensichtlich die Flugfähigkeit der Käfer und die *Gyrophanae* sind als behäbige Flieger anzusehen. BENICK (1952) geht in dieser Beurteilung noch weiter und charakterisiert die *Gyrophanae* explizit als flugschwache Insekten, die selbst geringe Luftströmungen nicht überwinden können und infolgedessen Pilzfruchtkörper in einer Höhe von über eineinhalb Metern über der Bodenoberfläche nicht mehr annehmen. Auch bei den in dieser Studie beobachteten schwärmenden *Gyrophanae* wurde die Flughöhe von annähernd 60 Zentimeter über der Bodenoberfläche nicht überschritten. Die hier aufgezeigten Befunde stehen allerdings in einem Widerspruch zu den Ausführungen von RUSCH (1990), der angibt, daß schwärmende *Gyrophanae* oftmals mit Autokäschern erbeutet werden. In bestimmten Phasen halten sich die *Gyrophanae* augenscheinlich also auch in größeren Flughöhen und an freien, von Kraftfahrzeugen befahrbaren Orten auf. Diese von RUSCH (1990) berichteten Schwärmphasen könnten im Zusammenhang mit einer Langstreckenmigration der Käfer stehen. Die Käfer können in diesen Phasen entweder durch aktives Fliegen oder aber durch passives Verdriften mit der Luftströmung größere Strecken überwinden, neue lokale Habitatressourcen erschließen und auch entfernte Käfersubpopulationen erreichen. Auf diesen Punkt wird bei der späteren Besprechung des Migrationspotentials der Käfer nochmals zurückgekommen.

Aufgrund des behäbigen Flugvermögens der *Gyrophanae* stellen die Windverhältnisse einen wichtigen Parameter für das Ansiedlungsvermögen der Käfer an den Pilzfruchtkörpern dar. SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) stellen dabei den Wind sogar als den die Besiedlung qualitativ am stärksten beeinflussenden Witterungsfaktor heraus. Vor diesem Hintergrund ist davon auszugehen, daß die Käfer windstille Räume bevorzugen und es überraschte nicht, daß in der vorliegenden Studie schwärmende Käfer im Freiland lediglich bei weitgehender Windstille beobachtet wurden. Diese Beobachtung ist von Bedeutung, da argumentiert werden könnte, daß in den bodennahen Bereichen, in denen die schwärmenden Käfer beobachtet wurden, im allgemeinen aufgrund der Ausbildung von Laminarströmungen gleichmäßigere Luftbewegungen als im darüberliegenden freien Luftraum auftreten. Entgegen dieser Argumentation können jedoch auch an den Bodenflächen und somit am Standplatz der Fruchtkörper veränderliche Windeffekte auftreten. WILMANNS (2001) weist auf die Entstehung von Moosschürzen, die auf kreiselnde Windbewegungen hinter dicken Baumstämmen

zurückgehen, als ein eindrucksvolles Beispiel für die Wirkung unregelmäßiger Luftströmungseffekte im Bodenbereich hin. Aber Windeffekte können nicht nur die Lokomotion der Pilzkäfer negativ beeinflussen und dadurch das Besiedlungspotential mindern. Durch die Luftströmung wird auch permanent Feuchtigkeit von dem Basidiom abgeführt, in deren Folge der Fruchtkörper rascher austrocknet und dadurch seine Attraktivität für die *Gyrophæna*-Imagines einbüßt. Diese Überlegungen veranschaulichen das starke Einflußpotential von Wind auf die Besiedlungsfähigkeit der Basidiome und zeigen auf, wie selbst noch durch kleinräumig auftretende Effekte die Insektenbesiedlung an den Basidiomen modifiziert werden kann.

4.7.2.1.1.5 Zusammenfassende Betrachtung der Witterungsfaktoren als ansiedlungsbeeinflussende Parameter

Aus Freiland- und Laborexperimenten und aus den Besiedlungsverhältnissen der *Gyrophænae* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* wurde die Wirkung von Witterungsfaktoren auf das Ansiedlungspotential der Pilzkäfer herausgestellt. Es wurde aufgezeigt wie die Parameter Niederschläge, Temperatur, Luftfeuchte und Wind das Ansiedlungsfenster der Käfer an den Pilzfruchtkörper einengen können. Während Faktoren wie Niederschläge und Temperatur aufgrund ihrer großflächigen Ausprägung das Ansiedlungsfenster auch großräumig und langfristig beeinflussen, prägen

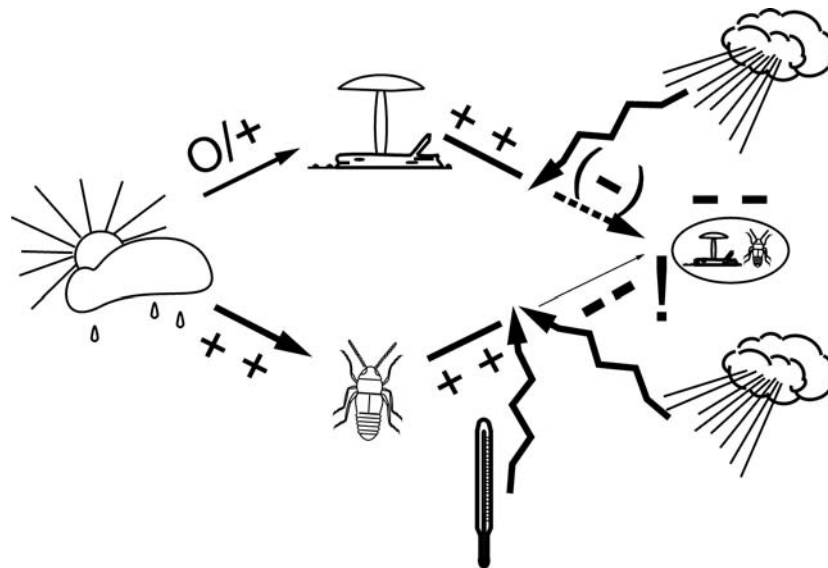


Abbildung 77: Zusammenfassende schematische Darstellung der einschränkenden Wirkung im Ansiedlungsfenster der Pilzkäfer bei ungünstigem Einfluß der Parameter Temperatur und Wind (Vergleiche hierzu auch Abbildung 74). Ungünstige Temperaturen und Windbewegungen brechen die stark die Assoziationsbildung fördernde Wirkung bei den Pilzfruchtkörpern und bei den Pilzkäfern auf und kehren sie insbesondere bei den Pilzkäfern (!) in das Gegenteil. O: neutrale Wirkung, +: fördernde Wirkung, ++: stark fördernde Wirkung, -: hemmende Wirkung, (-): Möglichkeit der hemmenden Wirkung, - -: stark hemmende Wirkung. Die Pfeildicke unterlegt die fördernde oder hemmende Wirkung in der Etablierung der Pilz-Käfer-Assoziation. Weitere Erläuterungen im Text.

Parameter wie die Luftfeuchte und der Wind durch strukturelle Umgebungseigenschaften auch lokale Flächen und beeinflussen so auch in kleinräumigem Maßstab die Besiedlungsverhältnisse der Insekten an den Basidiomen.

Um die Sensibilität der hier behandelten Käfer-Pilz-Assoziationen gegenüber Witterungsfaktoren anschaulich darzulegen, wird in Abbildung 77 nochmals das Schema B der Abbildung 74 aufgegriffen. Selbst unter zunächst günstigen äußeren Bedingungen, unter denen die Pilzfruktifikation nicht negativ belastet ist und die Pilzkäfer in ihren Lebensbedingungen stark gefördert sind, können Witterungsfaktoren wie Temperatur und Wind die Etablierung der Käfer-Pilz-Assoziation stören. Eine Außentemperatur, die unterhalb des Kompensationsbereiches der *Gyrophaeae* liegt, aber auch Windbewegungen beschränken die Pilzkäfer offenkundig so stark, daß eine Besiedlung der eigentlich offenstehenden Habitatressourcen der agaricoiden Basidiome unterbleibt. Durch austrocknende Wirkung können Windbewegungen zudem auch die Habitatqualität der Basidiome herabsetzen, so daß sie ihre Attraktivität für die Pilzkäfer verlieren. Somit unterliegt die Assoziation zwischen den Käfern der Gattung *Gyrophaea* und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* einem großen Witterungseinfluß.

4.7.2.1.2 Das Migrationspotential der *Gyrophaeae* und die areal- und zeitbezogene Ressourcenverfügbarkeit der *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiome als ansiedlungsbeeinflussender Faktor

Als eines der entscheidenden Elemente für die erfolgreiche Ansiedlung der Pilzkäfer an den ephemeren, wenig kalkulierbaren Basidiomen der agaricoiden Pilze ist die Mobilität der Käfer anzusehen. Diese Mobilität wird durch das Migrationspotential der *Gyrophaeae* beschrieben. Die Migrationsfähigkeit ist nicht nur für das Erreichen der verstreuten Habitat- und Nahrungsressourcen bedeutend. Sie entscheidet zudem, inwieweit die Individuen der homozyöten Käferarten, die sich als inselartige Subpopulationen an den verstreut stehenden Basidiomen etablieren, beständig neu miteinander in Kontakt treten und dadurch zur Durchmischung des Genoms der Insektenart beitragen können. Somit sind, wie CRUMPACKER und WILLIAMS (1973) und POWELL *et al.* (1975) herausstellen, Angaben zu Migrationsdistanzen insbesondere unter populationsbiologischen Gesichtspunkten von hohem Aufschlußwert. Dennoch ist der Wissensstand über die von Insekten zurückgelegten Migrationsstrecken, mit Ausnahme der Kenntnisse über einige wenige Arten, gering und es verwundert nicht, daß auch für die *Gyrophaeae* keinerlei diesbezügliche Daten vorliegen. Um das Migrationspotential der *Gyrophaeae* näher einzuschätzen, wird ein Vergleich mit dem Ausbreitungsverhalten von Fruchtfiegen vorgenommen, für die in der Literatur eine relativ große Datengrundlage existiert. Auch wenn anzumerken ist, daß die Fruchtfiegen in ihrem Flugverhalten den eher behäbig fliegenden *Gyrophaeae* wohl insgesamt überlegen sind, erscheint es bei annähernd vergleichbarer Körpergröße und im Zusammenhang mit den nachfolgenden Betrachtungen nicht unverhältnismäßig, die Fruchtfiegen als Referenzgruppe für das Migrationspotential der *Gyrophaeae* heranzuziehen.

Die Analyse der Literaturdaten, die zum Migrationspotential von Fruchtfiegen vorliegen, zeigen stark voneinander abweichende Migrationsdistanzen und lassen sich zusammenfassend drei Entfernungskategorien zuordnen. In die erste Kategorie fallen Ergebnisse von Studien, die bei den Fruchtfiegen Migrationsdistanzen von wenigen Metern bis hin zu maximal 50 Metern ermittelten (BURLA *et al.*, 1950; TIMOFEEFF-RESSOVSKY & TIMOFEEFF-RESSOVSKY, 1940a, 1940b, 1940c; WALLACE, 1966a, 1966b; DOBZHANSKY & WRIGHT, 1943; POWELL *et al.*, 1976; CRUMPACKER & WILLIAMS, 1973; DUBININ & TINIAKOV, 1946). Die zweite Kategorie bilden Ergebnisse von Studien, die Ausbreitungsentfernungen von 50-1000 Metern anführen (JOHNSTON & HEED, 1975, 1976; COYNE & MILSTEAD, 1987). Die dritte Kategorie wird durch Studien beschrieben, die zurückgelegte Wegstrecken von zwölf Kilometern in 24 Stunden (JONES *et al.*, 1981) und 26 Kilometern in lediglich zwölf Stunden (COYNE & MILSTEAD, 1987) berichten. Diese erstaunlichen und von den anderen Arbeiten stark abweichenden letztgenannten Befunde über zurückgelegte, kilometerlange Streckendistanzen finden in weiteren Studien Unterstützung. Nach WIGGLESWORTH (1949) können angebundene Fruchtfiegen vier bis fünf Stunden lang fliegen, bevor sie infolge eines Energiedefizites ermatten. Weiterhin berechnete HOCKING (1953), daß die Fliegen intrinsisch gesteuert Entfernungen von maximal 48 Kilometern überbrücken können.

Als Hintergrund für die zwischen den Untersuchungen deutlich differierenden Migrationsdistanzen wird für die kurzen Ausbreitungsstrecken der ersten Kategorie das Versuchsdesign angeführt, in der die Fliegen einem lokalen Ressourcenüberangebot ausgesetzt wurden (COYNE & MILSTEAD, 1987; JOHNSTON & HEED, 1975, 1976). Hingegen werden als Anstoß für die Langstreckenflüge intrinsische aber auch extrinsische Faktoren aufgeführt (COYNE *et al.*, 1982; JONES *et al.*, 1981). Eine vor Ort zur Neige gehende Ressource oder auch die sich verringernde Ressourcenqualität können dabei als extrinsische Faktoren die Evasionsbewegung auslösen (siehe hierzu JOHNSTON & HEED, 1976), in der schließlich auch ein passiver Transport der Insekten durch Windverdriftung ein keinesfalls zu vernachlässigender Faktor ist (DOBZHANSKY, 1973). Insgesamt wird jedoch, wie COYNE und MILSTEAD (1987) ausführen, die ungerichtete und mit einem hohen Extinktionsdruck behaftete Langstreckenmigration, in der das Auffinden einer geeigneten Habitatressource ungewiß ist, lediglich von einem kleinen Anteil der in der Untersuchung betrachteten Fruchtfiegen durchgeführt.

Es läßt sich festhalten, daß die drei erheblich voneinander abweichenden Kategorien der bei Fruchtfiegen ermittelten Migrationsdistanzen mit intrinsischen Faktoren, jedoch vornehmlich mit dem aktuellen Ressourcenangebot der Umgebung der Insekten zusammenhängen. Mit zunehmender Streckendistanz steigert sich dabei das ungerichtete Moment der Migration und somit auch der Extinktionsdruck auf das Insekt. Vor diesem Hintergrund ist es aufschlußreich, nochmals die Verfügbarkeit und räumliche Verteilung der *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiome näher zu beleuchten. Beide Pilzarten fruktifizieren zumeist gesellig mit größerer Fruchtkörperabundanz in einem kleinräumigen Areal, welches in der vorliegenden Arbeit als Fruchtkörpercluster beschrieben wird. Innerhalb der Fruchtkörpercluster wiederum fruktifizieren in einem gegebenen

Zeitfenster neben- und nacheinander Pilzfruchtkörper als distinkte Habitatsinseln. Ein Fruchtkörpercluster bildet somit ein übergeordnetes Kleinareal, in dem sich ein hohes Angebot an offenen Habitatressourcen einstellt. Durch die gemeine Verbreitung der Pilzarten in den Waldarealen bilden diese Fruchtkörpercluster, wie im Kartenausschnitt des Naturwaldreservates Schönbuche am Beispiel von *Megacollybia platyphylla* gezeigt (Abbildung A5 im Anhang), ein räumliches Mosaik von inselartig verteilten Habitatressourcen. Die in Tabelle 10 dokumentierte lokale Fruktifikationsunstetigkeit nun verändert diese Mosaikstruktur in den einzelnen Fruktifikationsfenstern, so daß die verinselten Habitatressourcen der Fruchtkörpercluster sowohl lokal konzentriert als auch entfernt auseinanderliegend sein können. Im Kartenausschnitt des Naturwaldreservates (Abbildung A5 im Anhang) repräsentieren die Fruchtkörpercluster 5, 6, 7 und 8 eine derartige lokale Anhäufung von Habitatsinseln auf einer Kreisfläche von etwa 30 Metern. Andererseits liegen beispielsweise die Habitatsinseln der Fruchtkörpercluster 3 und 10 mehrere 100 Meter auseinander.

Bei *Megacollybia platyphylla* tritt durch die getrennten Fruktifikationsfenster (Abbildung 69), die aufgezeigte vorwiegende Fruktifikationsunstetigkeit (Tabelle 10) und die Kurzlebigkeit der Basidiome (Tabelle 11) eine hohe Habitatverinselung in den Vordergrund. Unter diesen Bedingungen wäre zunächst anzunehmen, daß die spezifisch assoziierten Gyrophaenae nur bei entsprechend risikoreichen Migrationsleistungen der Gefahr eines hohen Extinktionsdruckes durch die Entstehung isolierter Teilpopulationen entgehen. Die in einem Waldareal gemeine Verbreitung von *Megacollybia platyphylla* und die hohe Fruchtkörperabundanz läßt jedoch ein räumliches und zeitliches Mosaik von Habitatressourcen entstehen, deren Inseleffekt von den Gyrophaenae bereits mit geringen Migrationsleistungen und zielgerichtet überbrückt werden kann. Einzelne Fruchtkörpercluster mit einer hohen Fruktifikationsstetigkeit (siehe Tabelle 10, Fruchtkörpercluster 1, 4 und 7) und kleinräumlicher Konzentration (Abbildung A5 im Anhang, Fruchtkörpercluster 5, 6, 7 und 8) bilden dabei lokale Attraktionszentren mit hoher Ressourcenversorgung. Fruchtkörpercluster mit unsteter Fruchtkörperbildung lassen hingegen wertvolle, dispers verteilte und artspezifische Trittsteine entstehen, die den Gyrophaenae auch bei einer zunächst ungerichteten und risikoreichen Langstreckenmigration (Migration der zweiten und dritten Kategorie, Evasion) ein räumliches und zeitliches Ausweichen und Überbrücken von entfernt liegenden Fruchtkörperclustern ermöglichen. Diese Trittsteine können zudem wertvolle Basen zur Durchmischung der Käfersubpopulationen der einzelnen Inselhabitate bilden und dadurch zur Stabilisierung der Population beitragen. Da sich *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in ihrem Verteilungsmuster und ihrer Fruktifikationsabundanz gleichen, finden sich für beide Arten in diesen Eigenschaften beachtenswerte interaktionsstabilisierende und spezifitätsfördernde Elemente. Diese erbringen die notwendige Plastizität für eine stetige Basidiombesiedlung und können als Fundamente für die spezialisierte Assoziation zwischen den Pilzkäfern der Gattung *Gyrophaena* und den Basidiomen der beiden Pilzarten angesehen werden.

4.7.2.1.3 Die Habitaterkennung der Gyrophaenae als ansiedlungsbeeinflussender Faktor

Gibt es einen Hinweis darauf, wie die *Gyrophaena* ihre Habitate auffinden? Nach den Ausführungen von ZWÖLFER (1999) erfolgt bei Insekten der erste Schritt der Wirtsfindung – in diesem Fall der Ressourcenerkennung – in einer Fernorientierung, die auf visuelle und olfaktorische Reize anspricht. In den nachgeschalteten Phasen der Nahorientierung, der Wirts- beziehungsweise Ressourcenidentifikation und der abschließenden Annahme der Ressource sind nach den Ergebnissen des Autors neben den visuellen und olfaktorischen auch taktile und gustatorische Reize von Bedeutung.

In der Literatur werden für die Ressourcenlokalisierung zwei unterschiedliche Prinzipien beschrieben. Zahlreiche Studien berichten bei Insekten-Pflanzen-Assoziationen über von Pflanzen ausgehende olfaktorisch wirksame Substanzen als Reizquelle für die Orientierung der Insekten. (z.B. KOULOSSIS & KATSOYANNOS, 1994; MATHIEU *et al.*, 1997; ZHANG & McEVY, 1995). Auch in der Assoziation zwischen Cisitidae und Pilzen stellt LAWRENCE (1973) für die frühe Besiedlungsphase der Fruchtkörper die Bedeutung von pilzlichen Geruchsstoffen heraus, betont jedoch letztlich den höheren Rang von Pheromonen bei der Ressourcenfindung. JONSELL und NORDLANDER (1995) unterstreichen andererseits mit ihrer Studie die Bedeutung der von Pilzfruchtkörpern ausgehenden Geruchsstoffe für die Insektenorientierung, indem sie sogar artspezifische Diskriminierung von Pilzfruchtkörpern bei *Cis glabratus* Mellie dokumentieren. Den ganzen Widerstreit in der Einschätzung der Wirksamkeit von Insektenpheromonen und pilzlichen Geruchsstoffen bei der Ressourcenfindung zeigen JONSSON *et al.* (1997). Nach Meinung der Autoren gibt es bei der Ansiedlung von *Cis glabratus* an den Pilzfruchtkörpern keine Evidenzen für eine Nutzung von Aggregations- oder Sexualpheromonen, gleichwohl wiederum bei *Dorcetoma robusta* Strand (Anobidae) Pheromone bei der Basidiomansiedlung Bedeutung haben.

In Freilandbeobachtungen und im Laborexperiment weisen GUEVARA *et al.* (2000b) bei Cisitidae die Spezifität von Basidiombesiedlungen im Zusammenhang mit den von den Pilzfruchtkörpern (*Coriolus versicolor* (L.: Fr.) Quél, *Ganoderma adspersum* (Schulz.) Donk, *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) Karst.) ausgehenden Geruchskomponenten nach. Wenn auch nicht bei Kiefern, sondern mykophagen Collembolen, so ist die Studie von HEDLUND *et al.* (1995) ein weiterer Beleg für eine olfaktorische Diskriminierung von Pilzfruchtkörpern durch pilzliche Geruchsstoffe bei Insekten. Das bei verschiedenen Pilzarten nachgewiesene vom Basidiom erfolgende Abströmen von leicht flüchtigen Geruchskomponenten (z.B. FOURNIER *et al.*, 1994; KAHLOS *et al.*, 1994; WOOD *et al.*, 1990, 1994; NOEL-SUBERVILLE *et al.*, 1996; RAPIOR *et al.*, 1997; RAPIOR *et al.*, 2000) kann als ein weiteres Argument gewertet werden, einen Anteil dieser pilzlichen Geruchsstoffe bei der Orientierung der Insekten zu den Basidiomen anzunehmen. Auch bei den beiden in der vorliegenden Studie untersuchten Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* werden Geruchskomponenten in der Literatur aufgeführt, die jedoch bei *Marasmius alliaceus* deutlich intensiver ausfallen. An dieser Stelle sei nochmals daraufhingewiesen, daß RAPIOR *et al.*, 1997 für *Marasmius alliaceus* insgesamt 28 verschiedene, vom Basidiom ausgehende leicht flüchtige Stoffe nachgewiesen hat. Für den menschlichen Geruchssinn ragen dabei der vom Pilzmyzel und in

verstärkter Form vom Fruchtkörper ausgehende starken Knoblauchsgeruch heraus (siehe auch BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1991; GMINDER & KRIEGLSTEINER, 2001; KNUDSEN & NOORDELOOS, 1992). Für die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* sind hingegen die Geruchsangaben uneinheitlicher. So erwähnt GULDEN (1992) nach einer Beurteilung mit dem menschlichen Geruchssinn einen krautig-erdig-muffigen Geruch, während GMINDER und KRIEGLSTEINER (2001) die Pilzfruchtkörper als „ohne besonderen Geruch“ einklassifizieren. Es muß natürlich darauf hingewiesen werden, daß nicht unbedingt die Geruchskomponenten, die von den Menschen als ein hervorstechendes Kennzeichen einer Pilzart angesehen werden, letztlich auch für die Insekten bei dem Auffinden der Fruchtkörper von Bedeutung sind.

Eine differenzierte olfaktorische Lockwirkung auf Käfer, die alleine auf eine Einzelsubstanz zurückgeht verdeutlicht RENNER (1982) durch unterschiedliche Käferfangerfolge in Bodenfallen beim Einsatz von verschiedenen Konservierungsmitteln in der Fangflüssigkeit. GOTTSCHALK (1958) führte in Duftschalenversuchen den Nachweis für eine Lockwirkung von verschiedenen chemischen Substanzen auf Staphyliniden. In diesen Versuchen dokumentiert der Autor mit einer sich im Jahresablauf verändernden Lockwirkung von Anethol (Hauptgeruchsträger des Anisöls) auf die Staphylinidenart *Anthobium primulae* Steph. einen interessanten Aspekt in der chemosensorischen Kommunikation bei Insekten. Die Ergebnisse des Autors verdeutlichen, daß olfaktorisch wirksame Substanzen nicht durchgängig gleichmäßig detektiert werden. Vielmehr scheint die sensorische Verarbeitung des Reizmaterials und die Reaktion darauf in Abhängigkeit von chemosensiblen Phase Schwankungen zu unterliegen. Durch derartig modifizierbare Verhaltensweisen der Insekten erringen sie eine Plastizität, um beispielsweise auf eine schwindende oder erst neu aufkommende Ressource zu reagieren. Durch die breite Anzahl der von den Basidiomen ausgehenden leicht flüchtigen Substanzen, die sich durchaus artübergreifend gleichen können, jedoch auch wieder unterscheiden und insbesondere in der Zusammensetzung variieren, entstehen Kontrasteffekte, die den Insekten ein breites Potential für eine artdifferenzierende Besiedlung der Pilzfruchtkörper bieten.

Die im Rahmen der vorliegenden Studie erzielten Ergebnisse stützen die Annahme einer olfaktorischen Auffindung ihrer spezifischen Habitate durch die Gyrophaenae. Die Freilanduntersuchungen stellen eine verstärkte Käferbesiedlung durch mäßigen Schneckenfraß am Basidiom fest. Diese verstärkte Käferbesiedlung an fraßgeschädigten Basidiomen wurde auf die Begünstigung der vermehrten Abgabe leicht flüchtiger Geruchsstoffe durch die ausgeweiteten Austrittsfenster zurückgeführt. Im Rahmen der Flugkäfigversuche stellten sich in einigen Fällen deutliche Ansiedlungserfolge an den dargebotenen Zielbasidiomen ein. In anderen Versuchseinheiten war dieses Ergebnis jedoch nicht festzustellen. Diese Versuche kennzeichneten sich jedoch durch einen infolge des beschleunigten Alterungsprozesses der Basidiome zunehmenden Fäulnisgeruch. Es wurde angenommen, daß es den Tieren in der Situation des geschlossenen Käfigsystems nicht möglich war, eine geruchsgeleitete Differenzierung der dargebotenen Basidiome vorzunehmen. Diese Interpretation weist ebenfalls auf eine verstärkt olfaktorische Orientierung der Gyrophaenae hin.

Da es in der Literatur für verschiedene Insektengruppen unterschiedliche Befunde gibt (siehe LAWRENCE, 1973; JONSELL & NORDLANDER, 1995; JONSSON *et al.*, 1997) wurde in den Flugkäfigexperimenten untersucht, ob bei einer olfaktorischen Orientierung der Pilzkäfer lediglich die pilzlichen Geruchsstoffe oder auch Pheromone oder sogar geschlechtsspezifische Pheromone eine Rolle spielen. Bei einer Vorbesiedlung eines Basidioms mit weiblichen Tieren sammelten sich an diesem betreffenden Basidiom eine Anzahl männlicher Tiere an. Obwohl dieses Ergebnis ein einmaliger Befund ist, kann anhand dieses Besiedlungsverhaltens eine Wirkung von, von den Käfern ausgehenden Pheromonen als wahrscheinlich erachtet werden.

Für eine Nahorientierung im direkten Anflug auf den Pilzfruchtkörper kann jedoch auch die von ZWÖLFER (1999) angenommene visuelle Orientierung Bedeutung erlangen. So wurde im Punkt 4.2.1.2.1.3.2 mit Ausnahme von *G. gentilis* die Fruchtkörpergröße als ein besiedlungsprägender Parameter für die Pilzkäfer herausgestellt. In der Zusammenführung der Ergebnisse der vorliegenden Studie kann von einer dominierend olfaktorisch, im Nahbereich jedoch auch visuell gesteuerten Habitatlokalisierung der Pilzkäfer ausgegangen werden.

Haben die Pilzkäfer aufgrund ihrer Sinnesleistungen ein geeignetes Habitat aufgefunden, so erfolgt die Ansiedlung an diesem Habitat. Diese Ansiedlung kann durch den festen Ablauf von Instinkthandlungen gestützt werden. In den Experimenten und in den Freilandbeobachtungen wurde bei den Pilzkäfern offenkundig eine negative Phototaktik festgestellt (siehe Punkt 3.5.1). Sofort nach der Landung auf dem Fruchtkörperhut streben die Pilzkäfer, um dem Licht zu entfliehen, der Unterseite des Fruchtkörperhutes zu und siedeln sich in ihrem Merotop zwischen den Lamellen des Pilzfruchtkörpers an. Hier finden die Pilzkäfer nicht nur Nahrung und Schutz vor Räubern und Parasiten, sondern zudem einen windgeschütztes und luftfeuchtes Refugium, in dem die Käfer auch vor Austrocknung geschützt sind.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß der Anflug und die daran anschließende Ansiedlung der Pilzkäfer am Basidiom ein Grundstein in der Interaktion zwischen Insekt und Pilz ist. Im Anflug und Ansiedlung wird festgelegt, ob die zur Etablierung einer Interaktion notwendige ausreichend erfolgreiche und kontinuierliche Insektenbesiedlung an der Habitatressource gewährleistet ist. Witterungsfaktoren wie die Außentemperatur, die Windverhältnisse und die Luftfeuchte beeinflussen die anfliegenden Insekten und somit auch die Etablierung der Interaktion. Die Untersuchung zeigt, daß das Zusammenspiel der vielzähligen auf das System einwirkenden Parameter ausschlaggebend ist, ob es zur Insektenansiedlung kommt oder nicht. Ein negativer Faktor kann durch einen anderen optimal eingestellten Parameter ausgeglichen werden und umgekehrt. Eine Außentemperatur von um die 16°C, weitgehende Windstille und eine hohe Luftfeuchte lassen sich hierbei als ausgezeichnete Parameter zur erfolgreichen Besiedlung der Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* durch die Gyrophaenae festhalten. Wind, Trockenheit oder Regen wirken sich hingegen negativ auf das Ansiedlungsverhalten der Pilzkäfer am Basidiom aus. Da Daten zur Wanderfähigkeit der Gyrophaenae fehlen, wurde die für das

Erreichen der verstreuten, diskontinuierlichen und kurzlebigen Habitatressource notwendige Migrationsfähigkeit der Käfer anhand von Literaturdaten, die über die Flugleistung von Fruchtliegen vorliegen, diskutiert. Unter der Voraussetzung einer zumindest annähernd erfüllten Übertragbarkeit der Migrationskompetenz der Fruchtliegen auf die Käfer der Gattung *Gyrophaena*, bieten die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* eine vortreffliche Habitatressource. Durch ihre markante Fruktifikationsstruktur bilden die Basidiome der beiden Pilzarten in einem Waldareal ein zeitliches und räumliches Mosaik an Habitatressourcen, das den Pilzkäfern sowohl in gerichteter Kurz-, aber auch in der ungerichteten Langstreckenmigration eine ausreichende Plastizität in der Ressourcenversorgung liefert. Hierdurch wird die räumliche und zeitliche Diskontinuität, die agaricoiden Pilzfruchtkörpern als Mikrohabitat für Insekten innewohnt, weitgehend aufgebrochen. So bilden die differenzierten Strukturelemente dieser spezifisch interagierenden Organismen eine Grundvoraussetzung für die spezialisierte und stabile Assoziation zwischen den Käfern der Gattung *Gyrophaena* und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*.

Für die Fernorientierung im Anflug auf die Basidiome ist eine olfaktorische Wirkung durch vom Basidiom ausgehende leicht flüchtige Geruchsstoffe und auch durch von den Käfern ausgesonderte Pheromone anzunehmen. In der Nahorientierung und in der Annahme der Ressource werden wiederum olfaktorische, jedoch auch visuelle Reize entscheidend sein. Eine schnelle Ansiedlung der Käfer am Merotop der aufgefundenen Basidiome wird durch das instinktive, negativ phototaktische Verhalten der Käfer gefördert.

4.7.2.2 Aggregation der Pilzkäfer am Basidiom und Besiedlung

Ausführlicher wurde dieser Sachverhalt bereits unter den Punkten 4.2.1.2.3.1 und 4.3.2.8.1 diskutiert. An dieser Stelle wird dieses Thema nochmals kurz aufgegriffen, um es in den Lebenszyklus der *Gyrophaena*-Käfer an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* einzugliedern. Mit dem außergewöhnlichen Ergebnis einer im Waldgebiet Lahnberge durchgeführten Aufsammlung eines *Amanita rubescens*-Basidioms wird die Argumentation um die aggregierenden Verhaltensmuster der Pilzkäfer vertieft. Wie aus den Angaben von Tabelle 51 hervorgeht, zeichnete sich dieser Fruchtkörper durch eine bemerkenswerte Pilzkäferbesiedlung aus. Am Basidiom befanden sich 245 Käfer der Gattung *Gyrophaena*, die acht verschiedenen Arten angehörten. Zum Zeitpunkt der Aufsammlung fruktifizierten in dem Waldgebiet Lahnberge lediglich einige wenige Basidiome von *Russula* spp. und *Amanita rubescens*. Durch den Befund, daß bei den Fruchtkörperaufsammlungen nur dieses eine Basidiom mit *Gyrophaenae* besiedelte war, ist diese Aufsammlung im Hinblick auf das aggregierende Verhaltensmuster der *Gyrophaenae* an agaricoiden Basidiomen beachtenswert.

Bisher wurde in den Punkten 4.2.1.2.3.1 und 4.3.2.8.1 bei den betrachteten Pilzkäferarten eine intraspezifische Aggregation an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* beziehungsweise *Marasmius alliaceus* herausgestellt. Des weiteren kann festgehalten werden, daß ein interspezifischer Konkurrenzausschluß der Pilzkäferarten an den

Basidiomen nicht erfolgt (siehe Punkt 4.2.1.2.3.3). Durch die punktgenaue Basidiombesiedlung verdichten sich weiterhin die Hinweise, daß die Zusammenkunft der Pilzkäfer an den Basidiomen durch Lockstoffen herbeigeführt wird. Nach den Besiedlungsmustern an den Fruchtkörpern haben diese Lockstoffe jedoch augenscheinlich keine arttrennende Substanz. Neben den Nachteilen der verminderten Raum- und Nahrungsressourcen im Habitat wurden die Vorteile einer Aggregationsstrategie herausgestellt, die das Überleben der Pilzkäfer in den verinselten ephemeren Mikrohabitaten der agaricoiden Basidiome absichern. Derartige Vorteile sind in der punktgenauen Zusammenführung der Geschlechtspartner der Käferarten an einem einzelnen Basidiom zu einem Zeitpunkt allgemein geringer Pilzfruktifikation und damit bei einem geringen Angebot an Habitatressourcen zu sehen. Die Funde von *Gyrophæna*-Larven waren der Beleg, daß es sich auch bei diesem außergewöhnlich besiedelten *Amanita rubescens*-Fruchtkörper um ein „Brutbasidiom“ handelte. Wie bei den Larvenfunden an *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen war auch im Fall des *Amanita rubescens*-Fruchtkörpers keine Larvendetermination auf Artniveau möglich. In der Konsequenz kann nicht eindeutig festgehalten werden, welche *Gyrophæna*-Arten diesen Fruchtkörper zur Larvenaufzucht nutzten.

Die Aggregation trägt jedoch das nachteilige Risiko einer gesteigerten interspezifischen Konkurrenz und einer möglichen Extinktion der Pilzkäfer bei Schädigung oder Zerstörung des Basidioms. Letztgenanntem Negativelement steht jedoch als Gegengewicht eine Unvorhersehbarkeit der Käferansiedlung gegenüber. Durch die Strategie der Aggregation an einzelnen Pilzfruchtkörpern werden die Insekten gerade zum Zeitpunkt geringer Pilzfruktifikation weder für Freßfeinde noch für Parasiten zu einer einfach kalkulierbaren Nahrung- oder Wirtsressource.

Die im Rahmen der vorliegenden Studie festgestellte Besiedlungsstruktur der Pilzkäfer an dem *Amanita rubescens*-Basidiom verdeutlicht eindrucksvoll das aggregierende Verhaltensmuster der *Gyrophæna*-Arten. Die Aggregation erfolgte nicht nur intraspezifisch, sondern auch über die Artgrenzen hinaus. Dies stärkt nochmals den Befund, daß bei den adulten Tieren dieser untersuchten Käfergattung ein Konkurrenzausschluß in der Basidiombesiedlung auszuschließen ist, und daß die Käferansiedlung wohl über von den Käfern produzierte olfaktorische Botenstoffe geleitet werden, die augenscheinlich keine arttrennende Wirkung entfalten.

4.7.2.2.1 Besiedlung und Verteilung der *Gyrophænae* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

Nach dem Anflug an die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*, der sich vornehmlich auf die Hutoberfläche der Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* richtet, laufen die *Gyrophænae* nach einem fixierten Verhaltensmuster in Richtung des Hutrandes, wo sie ins Dunkel der Lamellenzwischenräume entschwinden. Erschütterungen am Basidiom lösen bei den Pilzkäfern zwei verschiedene Fluchtmechanismen aus. Durch ein reflexartiges Fallenlassen entziehen sich die Pilzkäfer

dem potentiellen Zugriff eines Feindes, der die Erschütterungen auslöste. Die Insekten stürzen aus den Lamellenfächern zur Bodenoberfläche und entschwinden in der Laubstreuauflage. Es war jedoch auch zu beobachten, wie sich die Käfer in Reaktion auf Erschütterungen tief in die Lamellenfächer zurückziehen. Die Insekten streben dabei in den Lamellenfächern in Richtung des Pilzstiels. An dieser Stelle sind die Lamellenfächer am tiefsten und am dichtesten. Bei diesen Fluchtreaktionen suchen die Pilzkäfer bevorzugt Bereiche auf, an denen zwei Lamellen dergestalt zusammengewachsen sind, daß im Lamellengrund eine Höhlung entsteht.

Bei der Besiedlung der Lamellenfächer wird die Verteilung der einzelnen Käfer selbst bei hohen Individuenzahlen augenfällig. Die Käfer besetzen einzelne Lamellenfächer und wahren, sofern sie in einem Lamellenfach aufeinandertreffen, einen deutlichen Individualabstand. Es ist jedoch eine hohe Ortstreue der einzelnen Käfer an die Ansiedlungsstelle im Lamellenfach erkennbar, die oftmals erst durch Störungen durchbrochen wird. Dieses Verhaltensmuster liefert einen Baustein, die Konkurrenzsituation um Raum und Nahrung an dem flächenmäßig beschränkten Pilzfruchtkörper auch bei hoher Besiedlungsquote zu entschärfen, so daß bei den adulten Käfern interspezifischer Konkurrenzdruck vermindert wird (siehe Punkt 4.2.1.2.3.3). Die verschiedenen Käferarten vermischen sich in den Lamellenfächern untereinander. Inter- und auch intraspezifisches aggressives Verhalten zwischen den Pilzkäfern ist zu beobachten. Auf der Grundlage dieser Verhaltensmuster, die offenkundig zur Wahrung von Individualabständen bei der Besetzung des Merotops beitragen, wird zur Herbeiführung der Paarung eine Werbung postuliert, die allerdings nicht beobachtet wurde. Die Werbung, die über ritualisierte Verhaltensabläufe die Kopulation vorbereitet (FOELIX, 1992), bewirkt die Dämpfung des aggressiven Verhaltens bei den Geschlechtspartnern, so daß der Individualabstand unterschritten werden kann. Durch die Gleichverteilung der Geschlechter an einem Basidiom im Verhältnis eins zu eins, und durch die paarbildende Ansiedlung der Käfer in einem Refugium, das gleichzeitig die Nahrungsressource stellt, können elterliche Investitionen in eine Werbungsstrategie ohne hohen Energieverluste erfolgen.

4.7.2.3 Betrachtungen zur Nahrungsaufnahme der Gyrophaenae an den Pilzfruchtkörpern

Die Nahrungsaufnahme ist bei heterotrophen Organismen fundamental, um die Energieverluste, die fortwährend durch die Lebensprozesse entstehen, auszugleichen. Im Verlaufe der Stammesgeschichte etablierte sich mit dem zunehmenden Aufkommen der Organismenvielfalt auch ein zunehmendes Kontingent an Nahrungsressourcen. Diese werden wiederum von weiteren Organismen unter Anwendung unterschiedlichster Ernährungsstrategien verwertet. Die Gyrophaenae sind dabei mit ihrer mykophagen-sporophagen Ernährungsweise, die sowohl die Larven als auch die adulten Käfer betrifft, eine spezialisierte Insektengruppe.

Der Vorgang der Nahrungsaufnahme ist bei den Gyrophaenae rasch erfaßt. Die adulten Käfer bewegen sich mit gesenktem Kopf und vibrierenden Maxillen über die Oberfläche des Pilzhymeniums und weiden, ohne makroskopisch erkennbare Fraßspuren zu hinterlassen, die

Basidiosporen ab (siehe Punkt 3.5.4). Die Larven der Gyrophaenae hingegen verursachen makroskopisch erkennbare Fraßspuren, wie sie gleichfalls von WHITE (1977) berichtet werden. Der in dieser Studie bei den Larven beobachtete Fraßvorgang glich eher einem Abraspeln oder Abfräsen als einem Abweiden. Dabei wurden in die Hymenialoberfläche deutliche bereits makroskopisch sichtbare, nebeneinander liegende Fraßspuren eingefräßt. Hinter diesem beschriebenen Vorgang der Nahrungsaufnahme verbirgt sich eine Anzahl von Einzelprozessen, die durch eine hohe anatomische und physiologische Anpassung der Gyrophaenae an ihre Nahrungsressource gekennzeichnet sind. Aus diesem Grund soll die Nahrungsaufnahme in ihren Einzelpunkten nachfolgend genauer beleuchtet werden.

Die mykophagische Ernährung ist bei Insekten durchaus verbreitet (siehe hierzu z.B.: COURTNEY *et al.*, 1990; HANSKI, 1989; LAWRENCE, 1989). Aber nicht nur Insekten, sondern selbst höher entwickelte Tiere wie Säuger nutzen in Abhängigkeit des aktuellen Fruchtkörperangebotes Pilze als alleinige Nahrungsgrundlage oder als Nahrungsergänzung. Für das Vorkommen der Mykophagie bei Säugern bieten Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.) und das Festland-Bürstenkänguruh (*Bettongia gaimardi* Desmarest) gut untersuchte Beispiele (siehe hierzu u.a.: CORKE & KENAGY, 1989; GRÖNWALL & PEHRSON, 1984; JOHNSON, 1994; TAYLOR, 1992, 1993). Wie MARTIN (1979) in seinem Übersichtsartikel ausführt, ist pilzliches Gewebe eine qualitativ hochwertige Nahrungsressource. Neben vielfältigen Nährelementen (COCHRANE, 1958; LILLY, 1965) bietet der Pilz eine reiche Quelle für Kohlenhydrate (SINGER, 1961), Proteine (SINGER, 1961) und zum Teil auch für Lipide (COCHRANE, 1958; SINGER, 1961). Die Nutzung einer derartigen Nahrungsquelle durch die Tiere ist somit kaum überraschend. Der Energiegehalt pilzlicher Nahrung fällt zwar gegenüber Sämereien, Nüssen oder auch tierischem Gewebe ab, wird jedoch mit dem Energiegehalt verglichen, den Tiere aus Früchten oder Gemüse gewinnen können (MARTIN, 1979). Da sich jedoch Pflanzen und Pilze in ihren Inhaltsstoffen zum Teil wesentlich voneinander unterscheiden (ARONSON, 1965; BARTNICKI-GARCIA, 1968), müssen die mykophagen Tiere über eigene Abbauwege verfügen, um die Nährstoffe der Pilze für sich zu erschließen. MARTIN *et al.* (1981) zeigen nun auf, daß sich diese Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung von Pilz- und Pflanzenmaterial auch im Verdauungssystem der Insekten widerspiegeln. In Anpassung an die jeweilige Nahrungsressource etablierten sich phytophage, xylophage und mykophagische Insekten, die sich in ihren Verdauungssystemen, ihrem Enzymbesteck und pH-Milieu des Darmkanals, unterscheiden. Mykophagische Insekten bilden somit gegenüber phytophagen und xylophagen Insekten eine eigene inhomogene Gruppe, die sich aus Arten verschiedenster Insektentaxa zusammensetzen und die in konvergenten Entwicklungslinien diese Form der Nahrungsspezialisierung herausbildeten. Eindrucksvoll demonstriert NEWTON, JR. (1984) am Beispiel der Staphylinoidea die vielfach konvergent entstandene und sich auf unterschiedliche Entwicklungslinien gründende mykophagische Ernährungsform bei einer Käfergroßgruppe.

Einen wichtigen Punkt, auf den sich wohl die bei Insekten vielfach konvergent entwickelte Mykophagie gründet, heben unter anderem CROMACK *et al.* (1975) und GRAHAM (1967) heraus. Die Autoren betonen die Fähigkeit der Pilze, selbst aus stark erschöpften Substraten wie etwa Holz oder Pflanzenresten biologisch wichtige Elemente wie Stickstoff oder Phosphor

herauszulösen und in den Myzelien anzureichern. Ein eindrucksvolles Beispiel für die Fähigkeit der Pilze, wichtige Nährelemente zu konzentrieren, nennen MERILL und COWLING (1966). So müßten Insekten die 13-fache Menge an Holz fressen, um den gleichen Anteil an Stickstoff zu gewinnen, den sie beziehen, wenn sie die holzabbauenden Fruchtkörper von *Ganoderma applanatum* als Nahrungsgrundlage nutzen. Es ist somit festzuhalten, daß, sofern die Insekten über das geeignete Enzymbestock zur Nutzbarmachung der Nährstoffe verfügen, die Mykophagie gegenüber der xylophagen Ernährung sicherlich vorteilhaft ist. Obwohl mit diesen Ausführungen die Möglichkeit einer enge Verknüpfung zwischen xylophager und mykophager Ernährungsform herausgestellt wird, ist die Ableitung der mykophagen Ernährung von einer Xylophagie jedoch auf der Grundlage der verschiedenen Zellwandstoffe bei Hölzern und Pilzen nicht anzunehmen. NEWTON, JR. (1984) leitet die Mykophagie der Gyrophaenae vielmehr von Vorfahren ab, die sich räuberisch ernährten.

Nun ist der Nährstoffgehalt, wie etwa der der Proteine, von pilzlichen Geweben sehr variabel und von vielen Faktoren abhängig. Die Pilzart, das Alter und das funktionelle Gefüge des Pilzplektenchyms, aber auch die Nährstoffversorgung des Substrates, auf dem der Pilz wächst, sind hier von Bedeutung (COCHRANE, 1958; LILLY, 1965). Da das Nährstoffangebot nach Pilzarten und Fruchtkörperalter variiert, liegt in diesem Punkt ein weiterer Baustein für eine Erklärung der Fruchtkörperpräferenzen bei mykophagen Pilzkäfern. Die offenkundige Vorliebe der *Gyrophaena*-Arten, frisch sporulierende Pilzfruchtkörper zu besiedeln und altersfaule Basidiome zu meiden, ist im Zusammenhang mit der Abnahmen des Stickstoffanteils im hymenialen Plektenchym mit zunehmendem Fruchtkörperalter (MERRIL & COWLING, 1966) zu sehen. Zweifellos wird jedoch insbesondere die mit der Fruchtkörperfäulnis zunehmende Entstehung von auf die Gyrophaenae toxisch wirkenden Faulstoffen eine entscheidende Rolle für die Pilzkäfer spielen, altersfaule Basidiome zu meiden (siehe unten).

Wie MERRIL und COWLING (1966) weiter anführen, ist der Stickstoffanteil in den sporulierenden Elementen der Pilze und in den Pilzsporen besonders bezeichnend. Da der Lipidanteil der Sporen ebenfalls den Anteil der anderen Pilzfruchtkörperelemente übertrifft (COCHRANE, 1958; SINGER, 1961), sind Pilzsporen sicherlich eine besonders effiziente Nahrungsquelle für mykophage Insekten. Mit den Basidien und den Basidiosporen werden nun von den Gyrophaenae genau diese energiereichen Elemente der Pilzfruchtkörper als Nahrungsgrundlage genutzt. Im Zusammenhang mit der Aufnahme der energiereichen Nahrungsressource der Basidiosporen erringt ein von HOFFMANN (1995) erwähnter Gesichtspunkt Beachtung. Der Autor bemerkt, daß bei vielen Diptera, als sogenannte anautogene Insekten, zur Herbeiführung ihrer Ovarienreifung ein vorangehender Reifungsfraß notwendig und die gezielte Aufnahme von Nährstoffen entscheidend für die spätere Eiproduktion ist. Vor dem Hintergrund dieses Wissens könnte die Nahrungsspezialisierung auf die Basidiosporen bei den Gyrophaenae neben der Ernährungsaufgabe eine weitere fundamentale Funktion erhalten. Erst mit der Aufnahme der energie- und proteinreichen Basidiosporen könnte bei den Weibchen die Ovariolenreifung und die anschließende Oogenese induziert werden. In diesem Fall wäre der Sporenfraß

elementar für das Hervorbringen von Nachkommenschaft. Weiterführende Untersuchungen, die eine Betrachtung zwischen der Nahrungsaufnahme, der Reifung der Ovariolen und der Eiproduktion vornehmen, könnten den notwendigen Klärungsbedarf für diesen Gesichtspunkt erbringen.

Nun sind jedoch Basidiome agaricoider Pilze nicht gemeinhin als vorteilbringende Nahrungsressource anzusehen. Wie die Pflanzen enthalten auch die Pilze eine Anzahl von Inhaltsstoffen, die für die nahrungssuchenden Tiere als Repellents, als Fraßhemmstoffe, oder gar im ärgsten Fall toxisch wirken. Die Giftigkeit von *Amanita muscaria* (L.) Pers. und *Amanita phalloides* (Fr.) Link auf Menschen und die meisten eukaryotischen Organismen ist wohl bekannt. Stoffe wie Muscarin, Ibotensäure, Muscazon und die Gruppen der Amatoxine und Phallotoxine zeichnen sich bei diesen Pilzarten verantwortlich für die außerordentliche Toxizität (WIELAND, 1968). DOWD (1992) läßt anklingen, daß die Giftstoffe der Pilze aufgrund der langen gemeinsam verlaufenden Entwicklungslinie zwischen Insekten und Pilzen eine bedeutende Funktion bei der Insektenabwehr haben. In dieser Weise sind die Toxika der Pilze mit den bei Pflanzen vorkommenden giftigen Sekundärstoffen vergleichbar, die hier vielfach der Abwehr herbivorer Insekten dienen.

Der Wirkungsbereich pilzlicher Inhaltsstoffe auf das Insektenleben wurde in verschiedenen Aufzuchtversuchen mit mykophagen und nicht-mykophagen *Drosophila*-Arten von BESL und BLUMREISINGER (1983), BESL *et al.* (1987), JAENIKE (1985), JAENIKE *et al.* (1983) und MIER *et al.* (1996) belegt. Bei der Fütterung von Fruchtfliegen mit dem Substrat von Basidiomen verschiedener Pilzarten hatte die Wahl der Pilzart bedeutende Konsequenzen auf die postembryonale Entwicklung der Insekten. Eine verzögerte Larvalentwicklung oder das vorzeitige Absterben von Larvenstadien waren kennzeichnend für die verminderte Toleranz der Insekten gegenüber den Inhaltsstoffen aus der Pilznahrung. BESL *et al.* (1987) charakterisierte die Wirkung verschiedener Pilzarten, indem er den hemmenden Einfluß auf die Larvalentwicklung bei *Drosophila melanogaster* untersuchte und vier Wirkungsgruppen bildete. Auch wenn das von BESL *et al.* (1987) angewandte Testverfahren in Teilen problematisch zu beurteilen ist, da durch das Erhitzen der benutzten Testmedien thermolabile Pilzinhaltsstoffe chemischen Veränderungen unterliegen können, wird hinsichtlich der in dieser Studie betrachteten *Gyrophana-Megacollybia platyphylla*-Interaktion ein interessanter Aspekt deutlich. Während eine ganze Anzahl von Pilzarten keinen oder nur einen bedingt hemmenden Einfluß auf die Larvalentwicklung von *Drosophila melanogaster* hatten, besaß ausgerechnet *Megacollybia platyphylla* eine starke Hemmwirkung. Zusammen mit den allgemein bekannt toxischen Pilzarten wie *Amanita phalloides*, *Amanita virosa* (Fr.) Bertillon, *Agaricus xanthoderma* Genevier, *Galerina marginata* (Batsch) Kühn. oder auch *Paxillus atromentosus* (Batsch: Fr.) Fr. bildet *Megacollybia platyphylla* bei BESL *et al.* (1987) die Gruppe mit der höchsten Hemmstufe auf die postmetabole Phase bei *Drosophila melanogaster*. Spätere Versuche von MIER *et al.* (1996) unter dem gleichen Experimentaldesign bestätigten die hohen Toxizität von *Megacollybia platyphylla*-Substrat auf *Drosophila melanogaster*-Larven. Dieses Ergebnis erscheint auf den ersten Blick verwunderlich. Eine Pilzart, deren Basidiome vielfach von verschiedensten Insekten

unterschiedlicher Ordnungen - von Collembolen (z.B. *Tomocerus* spp., *Hypogastrura* spp.), von Diptera (z.B. *Drosophila phalerata*, *Drosophila testacea* v. Ros. (BURLA & BÄCHLI, 1968)) und mit hoher Spezifität von Pilzkäfern (*Gyrophana* spp., *O. alternans*) - besiedelt sind, zeigt hohe toxische Wirkung gegenüber einer Insektenart, die jedoch nach den Literaturlisten eher in keiner bedeutenden Beziehung zu Pilzen steht (siehe auch Punkt 4.2.1.2.3.1). Aber nicht nur für *Drosophila melanogaster* sind Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* giftig, sondern auch, wie GOOS (1984) und GOOS und SHOOP (1980) berichten, für den Menschen. Vor diesem Hintergrund bildet die Untersuchung von JAENIKE (1985) einen interessanten Bezugspunkt zur Nahrungs- und Habitatwahl der Gyrophanae an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. Der Autor beschreibt, der primär selektive Vorteil der Amatoxintoleranz bei mykophagen Drosophiliden liege darin, daß die Fruchtfliegen in Pilzfruchtkörpern (z.B. *Amanita phalloides*) leben können, die von den diese Fruchtfliegen parasitierenden Nematoden aufgrund der Toxizität des Pilzes nicht erreicht werden. Übertragen auf das *Gyrophana-Megacollybia platyphylla*-Interaktionssystem könnte dies bedeuten, daß die Pilzkäfer durch die Giftigkeit von *Megacollybia platyphylla* gegenüber bestimmten Insekten und Säugern ein Mikrohabitat etablieren, das eine natürliche wirksame Barriere gegenüber Insekten- und Säugerfraß besitzt. Es bleibt jedoch die Frage, ob die Giftigkeit von *Megacollybia platyphylla* gegenüber Menschen auch gegenüber anderen Säugern wie Mäusen, Wildschweinen, Rehen, Hirschen oder Dachsen wirksam ist. Tatsächlich war zwar an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* Schneckenfraß zu beobachten, jedoch Fraßspuren, die auf Säuger hindeuteten, waren selten. Wenn diesem Prinzip der Feindvermeidung durch die Besiedlung von Mikrohabitaten, die auf andere Tiere eine toxische Wirkung entfalten Bedeutung zukommt, stellt sich jedoch die Frage, warum ausgerechnet die sehr häufig vollständig von Säugern abgefressenen Basidiome von *Marasmius alliaceus* (siehe Abbildung 24) gleichfalls als Mikrohabitat von den Gyrophanae genutzt werden.

Obgleich die Aufzuchtversuche von BESL *et al.* (1987) und MIER *et al.* (1996) keine Ausführungen zu den toxischen Pilzsubstanzen geben und eine eventuelle Giftwirkung von *Megacollybia platyphylla* auf die Gyrophanae ungeklärt bleibt, so können die Versuche doch die Aufmerksamkeit auf einen weiteren Aspekt in der Insekten-Pilz-Interaktion lenken, der zur Ausbildung differenzierter Insektenbesiedlungsmuster an den Pilzfruchtkörpern führen kann. Der Vergleich der Toxizitätstests der beiden Autorengruppen deckt hinsichtlich der Giftwirkung auf die Fruchtfliegenlarven bei einigen Pilzarten auffällige Unterschiede auf. ENJALBERT *et al.* (1996) und MIER *et al.* (1996) benennen nun verschiedene Punkte, die diese divergierenden Versuchsergebnisse durch eine individuell variable Toxizität der einzelnen Basidiome erklären können. Pilzfruchtkörper können durch eine selektive Anreicherungen von Toxinen oder Schwermetallen eine erhöhte Giftwirkung erringen und zudem kann die Giftwirkung auf natürlicher Basis vom Standort und vom Fruktifikationszeitpunkt beeinflusst sein (MIER *et al.*, 1996). ENJALBERT *et al.* (1996) konnten bei *Amanita phalloides* Unterschiede im Mengenanteil der Amatoxine und vor allem der Phallotoxine in Abhängigkeit des geologischen Untergrundes der Fruktifikationsstandorte aufzeigen und somit den Hinweis auf

standortabhängige Kriterien bei der Produktion von Toxinen untermauern. Inwieweit derartige lokale und myzelspezifische Unterschiede im Gehalt und der Verfügbarkeit von Toxinen zu punktuellen Modifikationen von Insektenansiedlung an Pilzfruchtkörpern führen können, steht jedoch noch zur Untersuchung aus.

Auch der physiologische Zustand des Pilzes kann bei der unterschiedlichen Giftwirkung einzelner Basidiome eine Rolle spielen. Wie bei Pflanzen bekannt, könnte auch ein Pilz nach Fraßschädigungen am Basidiom verstärkt Abwehrstoffe produzieren. Schließlich könnte auch die Existenz von verschiedenen Ökotypen in unterschiedlichen Regionen die Variabilität in der Giftigkeit einer Pilzart erklären. Mit der unterschiedlichen Verteilung der Giftstoffe innerhalb eines Fruchtkörpers erwähnen ENJALBERT *et al.* (1996) einen weiteren beachtenswerten Punkt für eine differenzierte Giftwirkung bei Basidiomen einer Pilzart.

Mit den vielfältigen, zum Teil toxischen Inhaltsstoffen der Pilze treten den mykophagen Insekten weitere Einflußfaktoren entgegen, mit denen sich die Insekten bei ihrer Habitatwahl auseinandersetzen müssen. Die giftigen Inhaltsstoffe können nicht nur ausschlaggebend sein, welche Pilzarten besiedelt oder gemieden werden, die Giftstoffe könnten darüber hinaus auch ein punktuell wirksames, standortbezogenes Kriterium für die Fruchtkörperbesiedlung bilden. Durch die Fähigkeit der Pilze, in Abhängigkeit ihrer Standortbedingungen nicht nur Nährstoffe und artspezifische Toxine zu akkumulieren, sondern obendrein auch giftige Umweltstoffe wie beispielsweise Schwermetalle oder radioaktive Elemente anzureichern, entstehen bedeutsame Kriterien, die entscheidend dazu beitragen können, warum die Fruchtkörper einer Zielpilzart nicht oder nicht mehr besiedelt werden oder aber nur eine unzureichende Insektenpopulationen hervorbringen.

Die unterschiedliche Verteilung von Toxinen in den einzelnen Strukturelementen eines Pilzfruchtkörpers und die unterschiedliche Verteilung von wichtigen Nährstoffen können bei den mykophagen Insekten Auswirkungen auf den Ort der Nahrungswahl am Basidiom haben. Die letztgenannten Punkte können neben einem interspezifischen Konkurrenzdruck durch weitere mykophage Insektenarten evolutive Druckfaktoren bilden, die zur außerordentlichen Ernährungsspezialisierung der mykophagen Gyrophaenae auf die Hymenialstrukturen der Basidien und Basidiosporen führten. Andere mykophage Käfer wie *Oxyporus rufus* (L.) oder *Oxyporus maxillosus* F., die in Blätterpilzen und Röhrenpilzen leben, ernähren sich weit weniger eingeschränkt von der Hut- und Stieltrama. Gleichzeitig treten sie durch die Besetzung eines anderen Merotops nicht in Raum- und Nahrungskonkurrenz zu den Gyrophaenae, wenn beide Arten zusammen am Basidiom leben sollten. Ausführlichere Betrachtungen über die Ernährungsweise der *Oxyporus*-Arten geben unter anderem HANLEY und GOODRICH (1995), LESCHEN und ALLEN (1988) oder auch LIPKOW (1997).

Die Fruchtkörper der Höheren Pilze sind nicht nur für Insekten eine günstige Nahrungsquelle, sondern bilden auch selber geeignetes Substrat für die Entwicklung von mykotrophen Pilzarten (siehe hierzu z.B. HELFER, 1991), Bakterien und Nematoden. Auch die in der vorliegenden Studie vorgenommenen Untersuchungen der Abdomen der Gyrophaenae bestätigen einen zeitweiligen Befall des Körperinneren der Pilzkäfer mit Nematoden. Der zum Teil starke Befall schränkt sicherlich nicht nur die Reproduktionsrate

ein, sondern gipfelt letztlich wohl auch in einem frühzeitigen Absterben des befallenen Käfers. Neben den Nematoden sind insbesondere die zerfallenden Fruchtkörper zudem von Bakterien und Pilzen besiedelt, die dann auch auf die Insekten übergehen können und bei diesen Krankheiten oder sogar den Tod verursachen können. Schon SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) beobachteten an einem *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper einen massiven „Pilzbefall“ der hier zahlreich vorkommenden Gyrophaenae. Die Autoren ordneten diesen „Pilzbefall“ der Gattung *Saprolegnia* zu. Nun ist die Gattung *Saprolegnia* heutzutage der Abteilung der Oophyta zuzuordnen und somit kein Pilz und die Autoren führen auch nicht näher aus, ob die *Saprolegnia*-Infektion tatsächlich ihren Ursprung in dem besiedelten Fruchtkörper hatte. Nichtsdestotrotz wird mit dieser Beschreibung das Potential einer epidemischen Invasion von Insektenpathogenen bei den basidiombesiedelnden Gyrophaenae herausgestellt.

Der Infektionsvorgang von fakultativen Insektenpathogenen, die eine saprobiontische Lebensphase auf Pilzfruchtkörpern verbringen, kann auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen. Das Inokulum der zwischen den Pilzlamellen auftretenden Pilzarten kann von den Insekten abgestreift werden und dem Exoskelett der Tiere anhaften. Von hier aus können die Bakterien oder pilzlichen Pathogene, die über die Fähigkeit verfügen, die Insektenkutikula anzugreifen, das Integument mit den Sinnesorganen der Tiere zerstören. Bakterien oder Pilze ohne dieses Potential können hingegen über Körperöffnungen, wie die Stigmata, in die Insekten eindringen und dort ihre schädigende Wirkung entfalten. Eine ausführliche Übersicht über Vorgänge der Anheftung und der Kutikulabesiedlung von pilzlichen Insektenpathogenen bei Insekten geben unter anderem BOUCIAS und PENDLAND (1991), CHARNLEY (1989) und CHARNLEY und ST. LEGER (1991).

Das Inokulum der basidiombesiedelnden fakultativen Insektenpathogene kann aber auch direkt mit der Nahrung aufgenommen werden und in den Körper der Insekten gelangen. Während externe Pilzelemente nur nach der Anheftung auf der Integumentoberfläche erfolgreich auskeimen können, kann das im Verdauungskanal vorliegende Inokulum direkt auskeimen und sein pathogenes Potential entfalten (DILLON & CHARNLEY, 1991). Die einverleibten Pilze oder Bakterien können das Insekt dann entweder mit einsetzender Toxinbildung vergiften (z.B. WICKLOW & DOWD, 1989) oder die Pathogene beginnen, den Verdauungstrakt des Tieres invasiv zu besiedeln. Beide Mechanismen führen schließlich zu schweren Folgeschäden oder rufen den Tod des Insektes hervor. DILLON und CHARNLEY (1991) verdeutlichen allerdings die hohe Variabilität im Infektionspotential der entomopathogenen Pilze, wenn diese das Insekt über den Darmkanal befallen. Die befallene Insektenart, das Insektenpathogen und der Ernährungszustand des Insektes scheinen für die auftretenden Schwankungen in der Pathogenität bei der Infektionsbildung ausschlaggebend zu sein.

Die Nahrung verbleibt bei Insekten zumeist nur für einen kurzen Zeitraum im Darmkanal. So beobachteten DILLON und CHARNLEY (1986) bei einer Heuschreckenart eine Retentionszeit der Nahrung im Verdauungskanal von lediglich 2,2 Stunden. Verkürzte Verweilzeiten im Verdauungssystem verringern das Infektionsrisiko durch mit der Nahrung

aufgenommene Pathogene, da der Zeitraum für die Keimung und das wirksame Festsetzen des Pathogens im Verdauungskanal ebenfalls verringert wird. Kurze Retentionszeiten der Nahrung im Verdauungskanal der Gyrophaenae könnten eine Ursache für die Nahrungspräferenz dieser Käfergruppe für hyaline, dünnwandige, nicht ornamentierte Sporen sein. Die bevorzugte Nahrungswahl von Pilzarten aus der Familie der Tricholomataceae (siehe hierzu BENICK, 1952; RUSCH, 1990; SCHEERPELTZ & HÖFLER, 1948), zu denen auch die in der vorliegenden Studie untersuchten Arten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* gehören, ließe sich aus diesem Zusammenhang ableiten. Schließlich kennzeichnet sich diese große und heterogene Basidiomyzetenfamilie unter anderem durch die angeführten Sporenmerkmale. Die hyalinen glatt- und dünnwandigen Basidiosporen dieser Pilzfamilie setzen dem Verdauungsprozeß aufgrund ihrer Eigenschaft weniger Widerstand entgegen als die ornamentierten, pigmentierten und dickwandigeren Sporen anderer Pilzfamilien.

Auch wenn die Nahrungsaufnahme und die Ernährung der Pilzkäfer nicht unmittelbar Gegenstand der vorliegenden Untersuchung waren, so beinhalten diese Elemente eine Vielzahl von verschiedenen Mechanismen, die entscheidend auf die Etablierung des Interaktionssystems einwirken können. Zusammenfassend ist festzuhalten, daß Pilze eine wertvolle Nahrungssubstanz für Tiere sind. Eine mykophage Ernährungsweise hat sich in vielen unterschiedlichen Tiergruppen konvergent etabliert. Infolge der gegenüber Pflanzen abweichenden Grundsubstanzen der Pilze mußten jedoch mykophage Tiere im Gegensatz zu phytophagen Tieren auch ein anderes Enzymbesteck etablieren, um die pilzliche Nahrung effektiv zu nutzen. Steht den Tieren das geeignete Enzymbesteck zur Verfügung, um zum einen die Pilzgrundstoffe zu erschließen und zum anderen die pilzlichen Toxine zu entgiften, bieten die Pilzfruchtkörper und insbesondere die Sporen eine effiziente und proteinreiche Nahrungsquelle. Da bei weiblichen Insekten die Aufnahme von proteinreicher Substanz in Zusammenhang mit einer Induktion der Ovarienreifung diskutiert wird, besteht die Möglichkeit, daß es auch im untersuchten Interaktionssystem bei den weiblichen Gyrophaenae durch einen gezielten Basidiosporenfraß zur Auslösung der Ovarienentwicklung kommen könnte.

Ähnlich wie bei der Herbivorie müssen sich die mykophagen Tiere überdies mit einer Vielzahl von verschiedensten sekundären Inhaltsstoffen auseinandersetzen, deren Funktion größtenteils mit einer Fraßabwehr in Zusammenhang gebracht wird (siehe hierzu z.B. CAMAZINE *et al.*, 1983; STERNER, 1995). Diese insbesondere bei *Megacollybia platyphylla* nachgewiesene Toxizität müssen die pilzbesiedelnden Insekten ebenfalls mit einer spezifischen Anpassung begegnen. Die toxische Wirkung der Nahrungsressource kann jedoch bei geeigneter Anpassung einen besonderen Schutz vor Fraßfeinden mit sich bringen. Eine Reihe von herbivoren Insekten lagern bestimmte Pflanzeninhaltsstoffe entweder direkt oder nach Metabolisierungsprozessen in ihren Körpern ein. Durch die Toxizität dieser Substanzen sind die häufig eine bezeichnende Wartracht tragenden Insekten, die selber gegenüber der Giftwirkung immun sind vor dem Zugriff durch Räubern effektiv geschützt. Eine Übersicht über die Nutzung von Pflanzengiften durch Tiere gibt beispielsweise HARBORNE (1995).

Unterschiede in der Verteilung und in den Mengen von den im Basidiom eingelagerten toxischen Stoffen können als Gründe für die Nahrungsspezialisierung der Gyrophaenae auf einige wenige Pilzarten und hier wiederum auf den spezialisierten Fraß der Hymenialstrukturen in Betracht gezogen werden. Ob standort- oder jahreszeitlich bedingte Unterschiede im Vorkommen und in den Mengen der Pilzinhaltsstoffe eine räumlich und zeitlich differenzierte Basidiombesiedlung bei den Gyrophaenae hervorrufen, muß noch ungeklärt bleiben.

Bei der Basidiombesiedlung und der Nahrungsaufnahme kommen die Pilzkäfer insbesondere an alten Basidiomen mit Nematoden, Bakterien und einer Anzahl von fakultativ und obligat entomopathogenen Pilzen in Kontakt. Durch eine kurze Retentionszeit der Nahrung im Darmkanal können die Insekten eine innerliche Infektionsgefahr mit diesen Pathogenen verringern. Dieser Aspekt der kurzen Verweildauer der Nahrung im Darmtrakt der Käfer könnte ausschlaggebend sein, daß die Insekten in ihrer Nahrungspräferenz die Basidiome der Pilzarten der Tricholomataceae bevorzugen, die sich durch nicht pigmentierte, dünnwandige und nicht ornamentierte Basidiosporen kennzeichnen und somit den Verdauungsprozessen weniger Widerstandskraft entgegenbringen.

Es wird deutlich, daß pilzfruchtkörperbesiedelnde Insekten bei der Etablierung ihrer Habitatwahl spezifische Anpassungsmechanismen evolviert haben müssen. Diese dienen dazu, die Nahrung aufzuschließen, zu verwerten und sich gleichzeitig den toxischen und schädigenden Einflüssen, die von Nahrung und Habitat ausgehen, zu entziehen.

4.7.2.4 Oviposition und Embryonalentwicklung

In den nachfolgenden Punkten werden die Vorgänge um die Oviposition und die späte Embryonalentwicklung bei den beiden dominant an den *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen vorkommenden Pilzkäferarten *G. joyioides* und *G. gentilis* entschlüsselt. Zwar konnte im Freiland in keinem Fall der Vorgang der Eiablage direkt beobachtet werden, da sich jedoch auffällige Unterschiede zwischen den beiden Käferarten bei der Oviposition und bei der späten Embryonalentwicklung ergaben, konnte eine Arttrennung zwischen den beiden Käferarten erfolgen. In den Aufzuchtversuchen wurden die Entwicklungsstadien von möglichst artenrein besiedelten Pilzfruchtkörpern genutzt. Auf diese Weise gelang es, eine annähernd genaue Zuordnung der Eier und Larven zu den beiden Käferarten *G. joyioides* und *G. gentilis* zu erhalten. Zunächst wird die Oviposition und die Eilarvenentwicklung bei *G. joyioides*, anschließend werden diese Interaktionselemente bei *G. gentilis* ausführlich erörtert.

4.7.2.4.1 Oviposition und späte Embryonalentwicklung bei *G. joyioides*

In keinem Fall konnte bei *G. joyioides* der eigentliche Vorgang der Eiablage beobachtet werden. Die Käferweibchen konnten unter Laborbedingungen auch dann nicht zur Eiablage angeregt werden, wenn sie in Hälterungsschalen gehalten wurden, in denen in Nachahmung der Lamellenfächer Rinnen in das Gipsbett eingeritzt wurden, oder ihnen kleine Hutstücke mit anhängenden Lamellen von *Megacollybia platyphylla* angeboten wurden. Eine unter

Laborbedingungen ausbleibende Eiablage bestätigt ASHE (1981) in seinen Untersuchungen an *Phanerota fasciata* (Say). Dieser Befund spricht dafür, daß die Weibchen für die Eiablage bestimmte Schlüsselfaktoren benötigen, die unter dem Design der Laborzucht nicht erfüllt sind. Welcher Faktoren hier eine Rolle spielen, ist noch ungeklärt. ROCKWELL und GROSSFIELD (1978) registrierten bei *Drosophila melanogaster* eine Zunahme der Oviposition durch eine zunehmende Imaginesdichte, bei einer zyklischen Abfolge von Licht und Dunkel und bei rauen Oberflächenstrukturen. Ob derartige Elemente auch bei der Eiablage der Gyrophaenae von elementarer Bedeutung sind, erscheint jedoch fraglich. In diesem spezifischen Interaktionssystem zwischen Käfern und Pilzen spielen wahrscheinlich vielmehr olfaktorische, gustatorische und mechanische Reize eine bedeutende Rolle bei der Auslösung der Oviposition.

Die weiblichen Käfer von *Gyrophaena joyioides* produzieren im Vergleich zu ihrer Körpergröße relativ große und schwach gelblich gefärbte Eier, die von einem glatten Chorion umgeben sind und zum Zeitpunkt der Oviposition noch keine erkennbar differenzierten Strukturen aufweisen (siehe Abbildungen 50 und 51). Bei einer Hauptachsenlänge der Eier von 400-500µm und einer Körpergröße des Muttertieres von *G. joyioides* von 1,6-2,2mm (siehe auch LOHSE, 1974a) nehmen die Eier eine Länge von 20,5 bis 31,3 Prozent der Muttertiergröße ein. HILTON (1981) fand bei fünf untersuchten Staphylinidenarten einen mittleren prozentualen Eigrößen-Körpergrößenindex von lediglich 13,90 ($\pm 1,8$). Aufgrund der sehr heterogenen und überaus artenreichen Gruppe der Staphylinidae ist dieser Datenunterschied im Verhältnis zwischen Körpergröße und Eigröße jedoch kaum verwunderlich. Die Eier von *G. joyioides* werden in zwei beiderseitig dem gemeinsamen Calyx (Eikelch) anliegenden Ovarien produziert. Wie bei drei Viertel der von WELCH (1993) aus 81 Gattungen untersuchten 206 Staphylinidenarten bauen sich auch die zwei Ovarien von *G. joyioides* aus jeweils sechs Ovariolen auf. Mit dieser Struktur wird die bei *G. joyioides* vorhandene geringe Ovariolenzahl und die im Verhältnis zum Muttertier ausgesprochen große Eiergröße auffällig. STEWART *et al.* (1991) stellen aufgrund ihrer Untersuchungen an Marienkäfern (Coccinellidae) eine Beziehungen zwischen Eigröße, Ovariolenanzahl und Entwicklungszeiten heraus und betonen den Zusammenhang zwischen der Eigröße und einer beschleunigt verlaufenden späten Embryogenese der Eilarve. Durch die Energieinvestition des Muttertieres in die verhältnismäßig großen Eier erhält nach STEWART *et al.* (1991) der im Ei entstehende Keim die erforderlichen energetischen Voraussetzungen, um seine Entwicklungszeit zur schlupffähigen Eilarve zu verkürzen. In der Konsequenz verkürzt sich auch die Liegezeit des Eies. Nach den hier dargestellten Überlegungen ist der oben für *G. joyioides* herausgestellte beträchtliche Größenindex der Eier als eine spezifische und nutzbringende Anpassung der Käfer für das Hervorbringen ihrer Nachkommenschaft in der Situation der kurzzeitigen Verfügbarkeit des Mikrohabitats der agaricoiden Basidiome zu betrachten. Infolge des Verhältnisses zwischen der Eigröße und der Größe des Muttertieres ist jedoch davon auszugehen, daß die Reproduktionsrate des Muttertieres gering ausfällt und die Anzahl der Eier in einem Gelege limitiert ist. Diese erwartete geringe Gelegegröße wird von ASHE (1987) für *Gyrophaena* spp. bestätigt. In insgesamt 18 *Gyrophaena*-Gelegen fand

der Autor im Durchschnitt nur 4,94 Eier. Für einen Fall gibt ASHE (1987) den Fund von sieben Eiern in einem Gelege an. Bis auf die einmalige Beobachtung eines Eigeleges mit 13 Eiern wurden auch in der vorliegenden Studie für *G. joyioides* Gelege mit zwei bis sechs Eier vorgefunden. Der abweichende einmalige hohe Gelegefund ist vermutlich auf direkt aneinander grenzende Gelege mehrere Weibchen zurückzuführen. Schließlich überschreitet die Eianzahl die eigentliche Ovariolenanzahl eines Weibchens. Die Eigelege sind selbst bei hoher Besiedlungsdichte zumeist deutlich voneinander getrennt und verteilen sich auf die Gesamtheit der Lamellenfächer des Pilzfruchtkörpers.

Die von RUSCH (1990) allgemein für die Gattung *Gyrophana* geäußerte Ausführung von nur einem einzigen ablagereifen Ei im ausleitenden Gonodukt konnte bei *G. joyioides* in der vorliegenden Studie bestätigt werden. Eine derartige Situation ist in Abbildung 50 in einer rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme belegt. Für *G. joyioides* wäre somit bei einer Gelegegröße von zwei bis sechs Eiern eine sukzessive Ausleitung nacheinander ausreifender Eiern festzuhalten. Es muß allerdings ungeklärt bleiben, wie viele und wie rasch hintereinander ein Weibchen verschiedene Eigelege absetzen kann. Die Eigröße von *G. joyioides* bietet einen Hinweis auf den bereits im vorangehenden Abschnitt postulierten Reifungsfraß der Weibchen. Bezüglich der Anzahl der Gelege ist daher davon auszugehen, daß ein Weibchen nach erfolgter Oviposition von vier bis sechs Eiern seinen Energiehaushalt zur erneuten Oogenese erst wieder durch eine Phase erneuten Sporenfraßes aufbauen muß. Die Geschwindigkeit der Oogenese, der Allgemeinzustand und die Sporenreifung des Pilzfruchtkörpers sind wohl als Faktoren anzuführen, ob und inwieweit diese Phase noch am gleichen Fruchtkörper stattfinden kann.

Die Eier der *Gyrophanae* sind extrem austrocknungsempfindlich. In einem mit einem Gipsbett versehenen Glasschälchen trockneten die Eier an der Raumluft bei mangelnder Befeuchtung innerhalb von zwei bis drei Minuten ein. HINTON (1981) weist darauf hin, daß Eier, die unter natürlichen Umständen in wasserdampfgesättigter Umgebung abgelegt werden, bei einem Wasserverlust von 10-20 Prozent unwiederbringlich absterben. Der Ort der Gelege zwischen den Lamellen der agaricoiden Basidiome, die sich mit einem Wassergehalt von 70 bis 95 Prozent (LILLY, 1965) durch eine hohe Wasserkapazität kennzeichnen, bietet das für die Eilarvenreifung notwendige Umfeld hoher Luftfeuchtigkeit.

Die Gelege von *G. joyioides* werden, wie Abbildung 51 zeigt, am Boden der Lamellenfächer abgelegt. Zwischen den rippenartigen Auffaltungen, die den Boden der Lamellenfächer auskleiden, sind die Gelege vor einem Herausfallen aus den Lamellenfächern geschützt. Die Gelege von *G. joyioides* sind zusätzlich stets mit Strukturelementen des Hymeniums, die sich aus Hyphen des Subhymeniums, Basidien und Basidiosporen zusammensetzen, überdeckt (siehe Abbildung 52). Auch wenn das Abdecken der Eier nicht direkt beobachtet wurde, ist davon auszugehen, daß nur das eiablegende Muttertier an diesem Verhaltenselement beteiligt ist. Diese Annahme wird unterstützt durch die Aussage von TOPP (1975), der ausführt, daß die Weibchen der Unterfamilie der Aleocharinae ihre abgelegten Eier mit den Mandibeln aufnehmen und vor Ort am Substrat verteilen. Dieses Überlagern der Gelege mit Pilzmaterial, das auch von ASHE (1987) für *Gyrophanae* berichtet

wird, kann als weiterer Schutz gegen das Herausfallen der Gelege aus den Lamellenfächern und als Schutz vor Austrocknung und vor dem Zugriff von Parasiten oder Prädatoren interpretiert werden. Gleichzeitig kann die überdeckende Schicht den frisch schlüpfenden Eilarven auch eine erste problemlos zugängliche Futterquelle stellen. Da die Muttertiere von *G. joyioides* ihre Nachkommenschaft durch das oben beschriebene Verhalten aktiv schützen, kann bei dieser Käferart von einer Brutfürsorgestrategie gesprochen werden.

4.7.2.4.2 Eilarvenentwicklung bei *G. joyioides*

Das Abdecken der Gelege durch das Muttertier ist eine wirkungsvolle Anpassungsstrategie, um die Überlebensrate der Nachkommenschaft der geringzahligen Gelege eines Weibchens in dem ephemeren Mikrohabitat eines agaricoiden Basidioms zu erhöhen. Die Investition der Weibchen, Brutfürsorge am Gelege zu betreiben, betont die Bedeutung und die Anfälligkeit der Eistadien im Lebenszyklus von *G. joyioides*. In dieser Studie nahm die Entwicklung der Eilarven bei einer Temperatur von 16°C eine Zeitspanne von maximal 45,5 Stunden ein (siehe Abbildung 54). Da in dem in Abbildung 54 dargestellten Versuch zur Eilarvenentwicklung die erste Kontrolle 24 Stunden nach Versuchsbeginn und die nächste Kontrolle erst nach weiteren 21,5 Stunden erfolgte, müssen die Eilarven in dem Zeitintervall zwischen 24 und 45,5 Stunden geschlüpft sein. Diese vergleichsweise schnelle Eilarvenentwicklung wird durch die Ergebnisse eines weiteren Versuches bestätigt, der ebenfalls bei 16°C durchgeführt wurde (siehe Abbildung 58). In diesem Experiment schlüpften die Eilarven aus den gleichfalls zu Versuchsbeginn noch vollständig undifferenzierten Eiern bereits innerhalb von 24 Stunden. Ein anderer Versorgungszustand der Muttertiere und somit auch eine unterschiedliche Nährstoffversorgung in den Eiern oder aber abweichende Bedingungen (z.B. Luftfeuchte) in den Hälterungsschalen könnten den Hintergrund für die abweichenden Entwicklungszeiträume in beiden Versuchen bilden. Es bleibt jedoch die kurze Entwicklungsdauer von der Oviposition bis zur schlupfreifen Eilarve von lediglich einem Tag festzuhalten. ASHE (1981), der die Eilarvenentwicklung bei *Phanerota fasciata* studierte, und auch LESCHEN und ALLEN (1988), die diese Entwicklungsdauer bei *Oxyporus vittatus* Gravenhorst fanden, bestätigen diese festgestellte kurze Entwicklungsdauer. Die Vergleichbarkeit von *Phanerota fasciata* und *Oxyporus vittatus* mit der hier untersuchten Art *G. joyioides* resultiert neben der nahen verwandtschaftlichen Beziehung zwischen den Gattungen *Phanerota* und *Gyrophæna* (ASHE, 1984b, 1987) und der Habitatbindung an agaricoide und boletoide Pilzfruchtkörper vor allem aus der innerhalb der Ordnung der Käfer isoliert stehenden Art ihrer Nahrungswahl im Adult- und Larvalstadium. ASHE (1984b) pointiert hier die obligat mykophag Ernährungsweise im Adult- und Larvalstadium als eine bezeichnende Spezialisierung innerhalb der Ordnung der Käfer. Der Autor führt weiterhin aus, daß nach seinem Wissen diese Ernährungsform, in der sowohl die Imagines als auch die Larvenstadien rein mykophag sind, in der außerordentlich artenreichen Ordnung der Käfer nur in dem Subtribus der Gyrophænina und bei der Gattung *Oxyporus* verwirklicht ist.

Wie berichtet wurde, konnte eine Eiablage unter Laborbedingungen bei den Käfern nicht induziert werden, so daß in der Konsequenz zu keiner Zeit Eier unmittelbar nach der Eiablage

in die Laborzucht übernommen werden konnten. Es fehlt somit immer ein unbekannter Zeitwert bei der Betrachtung der Dauer der Eilarvenentwicklung. In den Zuchtstudien von ASHE (1981) und LESCHEN und ALLEN (1988) ist dieser unbestimmte Zeitwert in der Eilarvenentwicklung ebenfalls vorhanden, da die Autoren keine näheren Ausführungen über den Zustand der Eier zu Beginn ihrer Zuchtversuche geben. In dieser Studie wurde nun angestrebt, durch die ausschließliche Berücksichtigung von Eiern, die unter der Stereolupe (50-fache Vergrößerung) noch keinerlei näher erkennbare Differenzierungen aufwiesen, diesen unbekannten Zeitraum weitgehend zu minimieren und möglichst nahe an den Zeitpunkt der Oviposition heranzurücken.

Die kurze Entwicklungszeit der Eilarve bei diesen spezialisierten Insekten ist eine ausgezeichnete Anpassungsstrategie der Käferarten, ihren Entwicklungszyklus mit der Kurzlebigkeit der agaricoiden Basidiome in Übereinstimmung zu bringen. Als eine Grundvoraussetzung für die Realisierung der kurzen Entwicklungszeiten der Eilarven ist der auffällig hohe Index zwischen der Eigröße und der Größe des Muttertiers anzusehen.

4.7.2.4.2.1 Der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung der Eilarve

Die Gyrophaenae treten im Jahresablauf gleichsam wie die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit den Monaten von Mai bis Oktober über einen langen Zeitraum auf. Infolge dieser mehrmonatigen Zeitspanne differieren die Außentemperaturen, unter denen die Gyrophaenae die agaricoiden Basidiome besiedeln, erheblich. Pilzbasidiome können mit ihrem hohen Wassergehalt und durch stoffwechselenergetische Prozesse im Plektenchym in einem gewissen Umfang temperaturstabilisierend wirken und somit Temperaturunterschiede in einem gewissen Maß nivellieren. Innerhalb des Fruktifikationszeitraumes von *Megacollybia platyphylla* von Mai bis Oktober umfassen die mittleren Monatstemperaturen jedoch eine relativ große Temperaturspanne. Klimadiagramme für die Stadt Fulda (MÜHR, 2002) in der Nähe des Untersuchungsgebietes Schönbusche dokumentieren im Vergleich der Monatsmitteltemperaturen einen maximalen Temperaturunterschied von 8,8°C innerhalb des *Megacollybia platyphylla*-Fruktifikationszeitraumes. MÜHR (2002) führt eine mittlere Maitemperatur von 12,3°C, eine mittlere Julitemperatur von 17,1°C und eine mittlere Oktobertemperatur von 8,3°C an. Die Temperaturangaben beziehen sich auf die Monatsmittel der Jahre 1971 bis 2000 und wurde in einer Höhenlage von 255m gemessen. Vor dem Hintergrund solcher Temperaturdifferenzen während des potentiellen Fruktifikationszeitraumes von *Megacollybia platyphylla* wurde der Einfluß der Temperatur auf die Eilarvenentwicklung bei *G. joyioides* näher studiert.

Der allgemeine Grundsatz, daß eine physiologisch wirksame Temperaturerhöhung auch die Entwicklungsprozesse beschleunigt, wurde in der Untersuchung der temperaturabhängigen Eilarvenentwicklung (siehe Abbildung 54) zunächst bestätigt. In den drei Versuchsansätzen (6°C, 16°C und 22°C) war zumindest in den ersten 45,5 Stunden bei einer Temperatur von 22°C eine beschleunigte Eilarvenentwicklung zu verzeichnen. Im Temperaturvergleich zwischen 16°C und 22°C schwand jedoch infolge einer bei 22°C

verstärkt auftretenden Verpilzung der Eier mit *Verticillium* sp. der anfängliche Entwicklungsvorsprung der Eilarven. Letztlich entwickelten sich die Eilarven bei einer Temperatur von 16°C insgesamt am schnellsten. Der Vergleich der Versuchsansätze bei 6°C und 16°C erbrachte eine deutlich verlangsamte Eilarvenentwicklung bei 6°C. Selbst nach 93,5 Stunden war bei 6°C erst bei sechs der zehn eingesetzten Eier eine differenzierte Eilarvenstrukturen erkennbar. Die restlichen Eier wurden zu diesem Zeitpunkt aufgrund fehlender Differenzierungsprozesse als abgestorben oder dormant gewertet. Nach 93,5 Stunden waren bei 16°C sieben Eilarven aus den zehn im Versuch eingesetzten Eiern geschlüpft. In einem weiteren Versuch (Abbildung 58, Versuch (1)), der ebenfalls bei 16°C durchgeführt wurde, schlüpften aus den sechs im Versuch eingesetzten Eiern sogar innerhalb von nur 24 Stunden vier Eilarven. Zwei weitere Eilarven schlüpften innerhalb der nächsten 24 Stunden.

Diese Aufzuchtversuche bestätigen zunächst den von HOFFMANN (1995) aufgezeigten Zusammenhang, daß die Entwicklungszeit der Eilarven innerhalb eines physiologischen Temperaturbereiches mit steigender Temperatur abnimmt. Da, wie die Aufzuchtversuche darlegen, bei erhöhter Temperatur die Entwicklung infektiöser Mikroorganismen ebenfalls gefördert ist, steigt jedoch auch das Infektionsrisiko durch Mikroorganismen bei Eiern und Larven an. Durch den hohen Wassergehalt der Basidiome zeichnet sich der Raum zwischen den Pilzlamellen mit hoher Luftfeuchte aus, der das Wachstum schädlicher Mikroorganismen zusätzlich fördert. In den Aufzuchtversuchen wurde die janusköpfige Wirkung des Umweltfaktors Temperatur deutlich. Es ist von einem Temperaturkorridor auszugehen, in dem die Überlebensrate der Käferarten ihr Maximum erreicht. Dieser Temperaturkorridor muß einen Temperaturbereich umfassen, der zum einen die Imagines zur Besiedlung der Basidiome befähigt und zum anderen eine genügend rasche Entwicklung der Nachkommenschaft ermöglicht, um die überlebensnotwendige Synchronisation zwischen der Larvalentwicklung und der Sporulationsphase der agaricoiden Pilzfruchtkörper zu gewährleisten. Andererseits muß der Temperaturkorridor so ausgerichtet sein, daß ein Infektionspotential der Ei-, Larval- und Imaginalstadien durch schädliche Mikroorganismen minimiert wird. Eine Temperatur von 16°C spiegelte in den Aufzuchtversuchen der Eilarven einen Ausschnitt aus diesem optimalen Temperaturkorridor wider. Trotz dieser Temperatur von 16°C differierte die Entwicklungsdauer der Eilarven in den verschiedenen Versuchsansätzen. Es muß daher davon ausgegangen werden, daß die Eilarvenentwicklung nicht nur durch die Temperatur, sondern durch ein Zusammenspiel von mehreren Faktoren determiniert wird. Auf Faktoren wie die Nährstoffversorgung der Eier als direkte Folge der Nährstoffversorgung des Muttertiers und auf die Luftfeuchtigkeit wurde hingewiesen.

Bei der Betrachtung des Umweltfaktors Temperatur in seinem Einfluß auf die Käferlarvenentwicklung sind auch die adulten Käfer miteinzubeziehen. Als eine zwingende Grundvoraussetzung für das Hervorbringen von Nachkommenschaft an den agaricoiden Basidiomen wurde die Mobilität der adulten Käfer angesehen, beginnt doch der Entwicklungszyklus der Pilzkäfer mit der Paarbildung der geschlechtsreifen Käfer nach ihrem Anflug auf die agaricoiden Basidiome. Somit muß ein nutzbringender Temperaturkorridor den

Vorzugstemperaturbereich der Larven und der Imagines umfassen. Dieser kann jedoch wieder durch den Einfluß der weiteren Umweltfaktoren (siehe Abbildung 75) modifiziert werden. So wies beispielsweise LIPKOW (1966) eine unmittelbare Koppelung der Umweltfaktoren Luftfeuchtigkeit und Temperatur im Hinblick auf eine Temperaturpräferenz von Staphyliniden bei Imagines von *Tachyporus obtusus* (L.) nach. Eine Senkung der relativen Luftfeuchte von anfänglichen 95 bis 100 Prozent auf 80 Prozent trug entscheidend dazu bei, daß adulte *Tachyporus obtusus* auf einer Temperaturorgel in kühlere Bereiche auswichen. Dieses Aufsuchen tiefere Temperaturen bei verringerter Luftfeuchte spiegelt nach Meinung des Autors eine biologisch sinnvolle Anpassungsstrategie wider, um unter den veränderten äußeren Bedingungen die Transpirationsrate und die Stoffwechselvorgänge zu ökonomisieren. Allein diese drei sich wechselseitig beeinflussenden Umweltfaktoren, Temperatur, relative Luftfeuchte und Infektionspotential durch Mikroorganismen vergegenwärtigt deutlich das komplexe Wechselspiel der Umweltfaktoren, denen die Käfer sowohl als Imagines aber auch als Larven an den Basidiomen der agaricoiden Pilze ausgesetzt sind.

In den Zuchtversuchen zur Eilarvenentwicklung erwies sich bei weitgehend gesättigter Luftfeuchte in den Zuchtschalen eine Temperatur von 16°C als günstig für die Phase der späten Embryonalentwicklung. In den Flugversuchen wurde bei den Imagines von *G. joyioides* und *G. gentilis* bei einer Temperatur von 18°C und einer relativen Luftfeuchte von 80 Prozent eine hohe Flugaktivität und eine bedeutende Basidiombesiedlung verzeichnet. Ein Temperaturkorridor mit einem zentralen Bereich bei 16°C bis 18°C bei gleichzeitig hoher Luftfeuchte scheint somit für die Entwicklung der Käfer nutzbringend zu sein. Dieser Temperaturkorridor besitzt eine bemerkenswerte Verbindung zu der hohen Aktivitätsdichte der Gyrophaenae, insbesondere von *G. joyioides* in den Monaten Juni und Juli. Klimadiagramme (MÜHR, 2002) von Fulda in der Nähe des Untersuchungsgebietes Schönbusche und Gießen (186m, Monatsmittel der Jahre 1971-2000), das in der näheren Umgebung des Untersuchungsgebiets der Lahnberge liegt, zeigen für den Monat Juni eine mittlere Monatstemperatur von 15,2°C und 16,4°C und für den Monat Juli eine mittlere Monatstemperatur von 17,1°C und 18,5°C. Mit diesen mittleren Monatstemperaturen repräsentieren die Monate Juni und Juli das in den Laborexperimenten für die Entwicklung von *G. joyioides* ermittelte vorteilhafte Temperaturniveau.

Die hier vorgestellte Argumentationskette liefert einen weiteren Mosaikstein zur Klärung der Frage der offenkundigen Besiedlungspräferenz von Käfern der Gattung *Gyrophaena* an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. *Megacollybia platyphylla* ist in den Buchenwaldgebieten im Frühjahr und Frühsommer eine der prägend fruktifizierenden Pilzarten, deren Fruktifikationszeitraum sich dann in distinkten Intervallen bis in den Oktober erstreckt (siehe Abbildung 69). Mit ihren im Jahr frühzeitig und überdies mit hoher Fruchtkörperabundanz einsetzenden potentiellen Fruktifikationszeiträumen, bieten die *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper den Gyrophaenae gerade dann Habitatressourcen, wenn mittlere Temperaturwerte erreicht werden, die eine gute Basidiombesiedlung und eine ökonomische Larvenentwicklung ermöglichen. Da bei den

agaricoiden Pilzen allgemein, die Fruktifikation mit Feuchtigkeitsphasen synchronisiert ist, ist die Luftfeuchte bei Fruchtkörperpräsenz zumeist gleichfalls erhöht. Solange die Luftfeuchte nicht das Kondensationsniveau überschreitet und als anhaltend stärkerer, asymmetrisch auf Pilzfruktifikation und Basidiombesiedlung wirkender Regen niedergeht (siehe Abbildung 74), ist eine erfolgreiche Besiedlung der Fruchtkörper und das Hervorbringen von Nachkommenschaft bei den Gyrophaenae gewährleistet.

Die Frühsommermonate bieten den Gyrophaenae gegenüber den Herbstmonaten aufgrund der höher liegenden mittleren Monatstemperaturen ein energetisch und entwicklungsphysiologisch günstigeres Umfeld. Dennoch sind Gyrophaenae als adulte Tiere und Larven auch in den in der Monatsmitteltemperatur kühleren Monaten September und Oktober an den *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen vorzufinden. Die auch noch in diesen Monaten einstreuenden Phasen mit feuchtwarmer Witterung bieten hierzu offensichtlich die Möglichkeit. Ob die *Gyrophaena*-Arten jedoch diese späten Besiedlungsphasen noch zu effizienten Entwicklungszyklen nutzen können, oder ob diese Besiedlung von den adulten Käfern vornehmlich zum Auffüllen ihrer Energiereserven für eine bevorstehende Ruhephase im Winter gebraucht wird, steht noch zur genaueren Überprüfung aus. Letztlich verweist HOFFMANN (1995) auf den Anstieg der Mortalitätsrate, sobald die Außentemperatur den bevorzugten Temperaturkorridor der Insekten unterschreitet. In diesen Situationen steigt der Energiebedarf der Insekten an und eine ausgeglichene Energiebilanz ist nicht mehr zu erreichen. In der Konsequenz geht auch die Basidiombesiedlung der Gyrophaenae in den kühler werdenden Herbsttagen zurück, gleichwohl durchaus noch geeignete offene Habitatressourcen zur Verfügung stünden. Der in Abbildung 77 allgemein dargelegte Zusammenhang einer unter ungünstigen Temperaturverhältnissen ausbleibenden Basidiombesiedlung trotz vorhandener und offenstehender Habitatressourcen wird hier untermauert. Im nächsten Punkt (4.7.2.4.3) wird für *G. gentilis* eine bemerkenswerte spezifische Entwicklungsstrategie vorgestellt, die durchaus als nutzbringender Anpassungsmechanismus an eine Entwicklung auch in den jahreszeitlich späteren und somit kühleren Phasen angesehen werden kann.

Zusammenfassend läßt sich somit festhalten, daß im Bereich physiologischer Temperaturgrenzen eine höhere Außentemperatur eine raschere Entwicklung der Eilarve zur Folge hat. Gleichzeitig erwächst jedoch aus der Temperaturerhöhung eine zunehmende Infektionsgefahr durch Mikroorganismen. Die hohe Aktivitätsdichte von *G. joyioides* in den Monaten Juni und Juli kann auf die Fruktifikationssituation der Pilzarten der ersten Kategorie und die günstigen Temperaturbedingungen zurückgeführt werden, die für eine erfolgreiche Besiedlung der Basidiome und für die rasche Entwicklung der Nachkommenschaft nutzbringend sind. Klimadiagramme aus der Nähe der Untersuchungsgebiete belegen, daß den Gyrophaenae in diesen Monaten bei einer mittleren Monatstemperatur von 15°C bis 18°C ein Temperaturkorridor zur Verfügung steht, der den Käfern Flugaktivität und somit eine ausreichende Mobilität für die Besiedlung der agaricoiden Basidiome sichert. Eine Temperatur von 16°C ermöglichte in Laborexperimenten bei *G. joyioides* eine rasche und weitgehend von Mikroorganismen infektionsfreie Entwicklung der Eilarven. Die

Entwicklungsdauer der Eilarven ist mit 24 bis maximal 45,5 Stunden bemerkenswert kurz. Sinken im Herbst die mittleren Monatstemperaturen ab, sind die Käfer aufgrund ihrer raschen späten Embryonal- und Larvalentwicklung (siehe Abbildungen 55, 59, 61 und 62) in der Lage die nun noch einstreuernden feuchtwarmen Witterungsperioden für einen erfolgreichen Lebenszyklus zu nutzen. Mit dem Unterschreiten einer kritischen Temperaturgrenze sind positive oder ausgeglichene Energiebilanzen für eine erfolgreiche Aufzucht der Nachkommenschaft kaum mehr zu erreichen. Die Besiedlung der zu dieser Zeit durchaus noch fruktifizierenden agaricoiden Basidiome nimmt ab und unterbleibt schließlich ganz.

4.7.2.4.3 Oviposition und Eilarvenentwicklung bei *G. gentilis*

Bei *G. joyioides* erfolgte die Eiablage in kleinen Gelegen mit zumeist vier bis sechs Eiern. Die Gelege werden in der Tiefe der Lamellenfächer abgelegt und vom Muttertier in einem Brutfürsorgeverhalten mit Hyphen und Sporenmaterial bedeckt. Dieses Verhaltenselement des Muttertieres wurde als Strategie zur Verbesserung der Überlebenschancen des empfindlichen Entwicklungsstadiums der Eilarve angesehen. Eine völlig andere Strategie des Schutzes des empfindlichen Entwicklungsstadiums der Eilarve kann nun bei *G. gentilis* im Rahmen dieser Studie dokumentiert werden. Bei der äußerlichen Betrachtung der Weibchen von *G. gentilis* fallen Weibchen mit einem leicht vergrößerten Abdomen auf. Wird ein derartiges Abdomen freipräpariert (siehe Abbildung 55), so enthielt das Gonodukt nicht wie bei den weiblichen Käfern von *G. joyioides* ein einzelnes ablegereifes, jedoch noch keimloses Ei (siehe Abbildungen 49 und 50). Vielmehr waren bei *G. gentilis* im Gonodukt vier bis fünf Eier, die das gesamte Abdomen der Weibchen ausfüllten (siehe Abbildungen 55 und 56) vorzufinden. In den noch im Muttertier befindlichen Eiern hatten sich die Eilarven bereits vollständig entwickelt. Bei *G. gentilis* reift das empfindliche Stadium der Eilarve somit nicht außerhalb in einem Gelege, sondern direkt im Muttertier heran. Mit den Ergebnissen dieser Studie kann als Brutfürsorgestrategie von *G. gentilis* die Ovoviviparie oder aber die Viviparie nachgewiesen werden. Da weder der Vorgang der Eiablage noch ein Schlüpfen viviparer Larven in der vorliegenden Studie direkt beobachtet werden konnte, ist eine Unterscheidung zwischen beiden Strategien und eine exakte Einordnung der viviparen Entwicklung nach den Ergebnissen der vorliegenden Studie nicht eindeutig möglich. WHITE (1977) berichtet, ohne jedoch auf den Entwicklungsstatus der Eier einzugehen, bei *G. gentilis* von Einzeleiablagen am proximalen Ursprung der Lamellen von *Tricholomopsis rutilans* (Fr.) Sing. Diese Beobachtung würde für eine Ovoviviparie bei *G. gentilis* sprechen.

Bei vergleichenden Untersuchung der Ovarien von *G. gentilis* und *G. joyioides* wurde augenfällig, daß die Eireifung bei *G. gentilis* offenkundig nochmals stärker synchronisiert ist. Wie die Abbildung 57 zeigt, waren bei *G. gentilis* in den Ovarien häufig mehrere Eier gleichzeitig in einem fortgeschrittenen Zustand der Oogenese. Diese Beobachtung läßt darauf schließen, daß die simultane Eireifung in Zusammenhang mit der außergewöhnlichen Entwicklung der Eilarven im Muttertier steht. Die simultane Eireifung könnte die Grundlage bieten, um im Muttertier auch eine synchronisierte Entwicklung der Eilarven voranzutreiben. Bei dem Vergleich des Brutfürsorgeverhaltens zwischen den beiden untersuchten Käferarten

muß somit eine artdifferenzierte Strategie festgestellt werden. Sicherte *G. joyioides* die Nachkommenschaft durch vom Muttertier schützend abgedeckte Gelege, so wird die Sicherung der Nachkommen bei *G. gentilis* durch die Strategie der Ovoviviparie und offenbar einzeln abgesetzter Eier erreicht.

Es stellt sich nun die Frage, welche Vorteile die Strategie der Ovoviviparie für *G. gentilis* erbringen kann. Durch das Heranreifen der Eilarve im Muttertier wird dieses besonders empfindliche Entwicklungsstadium schädigenden Umwelteinflüssen (Austrocknung, Befall mit Pilz- oder Insektenparasiten, Prädation) entzogen. Da die Muttertiere weiterhin flugfähig sind, erhält das eigentlich vollständig stationäre Entwicklungsstadium der Eier Mobilität. In der Folge können die schlupffähigen Eilarven vom Muttertier direkt an solche Basidiome verbracht werden, die in einem für die weitere Larvalentwicklung optimalen Zustand sind. Für die spezialisierten sporophagen *Gyrophæna*-Larven stellen sporulierende Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*, die noch nicht die schadbringenden Elemente der Verfallsphase (Faulstoffbildung, Befall mit Mikroorganismen) aufweisen die optimale Nahrungsressource dar. Dieses Zeitintervall der Sporenbildung beschränkt sich bei den ohnehin kurzlebigen Basidiomen in Abhängigkeit zentraler Faktoren (z.B. relative Luftfeuchte, Temperatur, Pilzart) auf nur wenige Tage. In dieser Studie erreichten Basidiome bei *Megacollybia platyphylla* innerhalb von sechs beziehungsweise acht Tagen vom Optimalzustand der Fruchtkörper ausgehend den Verfallszustand (siehe Tabelle 11 und Abbildungen 22 bis 24). Mit dem Vermögen der Basidiome, begrenzte Wasserdefizite durch erneutes Aufquellen auszugleichen und dabei auch in erneute Sporulationsphasen einzutreten, mag diese Optimalphase bei *Marasmius alliaceus* ausgedehnter sein. Durch den massiven Fraßdruck, dem die Basidiome von *Marasmius alliaceus* ausgesetzt sind (siehe Punkt 3.1 und Abbildung 24) und der den gesamten Fruchtkörperhut und somit das gesamte Merotop der Pilzkäfer umfaßt, drängt sich jedoch auch für diese Pilzart ein gravierender zeitbeschränkender Faktor in den Vordergrund. Aus diesem Grund kann bereits eine geringe Zeitspanne der Eilarvenentwicklung die nachfolgende Synchronisation zwischen der Larvalentwicklung und der Sporulationsphase der Pilzfruchtkörper belasten. Noch stärker akzentuiert sich dieser Sachverhalt bei kühlen Außentemperaturen, wenn die Entwicklung der Eilarven wie unter Punkt 3.5.6.2.1 und in Abbildung 54 dargelegt, zeitlich verzögert ist. Gerade bei diesen Verhältnissen erbringt die Ovoviviparie von *G. gentilis* deutliche Vorteile: Die schlupffreien Eilarven können vom Muttertier direkt an die für die postembryonale Entwicklung optimalen Basidiome verbracht werden und die geschlüpften Larven können hier sofort mit der Nahrungsaufnahme beginnen. Möglicherweise birgt diese Strategie der Eilarvenreife im Muttertier eine Antwort auf die Frage, warum *G. gentilis* gegenüber *G. joyioides* das konstantere Vorkommen während der gesamten Fruktifikationsperiode von *Megacollybia platyphylla* (siehe Abbildung 34) und auch ein verstärktes Vorkommen in den Niddahängen aufwies. Durch die brutfürsorgliche Strategie der Ovoviviparie ist das Entwicklungsstadium, in dem die Eilarve heranreift, vollständig von der Sporulationsphase der Fruchtkörper abgekoppelt. Somit wäre auch bei kühleren Temperaturbedingungen, die die Dauer der Eilarvenentwicklung verlängern (siehe Abbildung 54) eine ausreichende

Synchronisation zwischen Pilzsporulation und Larvalentwicklung gewährleistet und die Überlebensrate der Pilzkäferlarven erhöht. *G. gentilis* vermag sich mit dieser außergewöhnlichen Strategie der Brutfürsorge offensichtlich auch in Jahreszeiten und Höhenlage zu etablieren, die von *G. joyioides* weniger erfaßt werden. Mit der von WHITE (1977) beobachteten Ablage einzelner Eier erreicht *G. gentilis* gegenüber *G. joyioides* einen erhöhten Dispersionseffekt bei der Oviposition. Mit diesem Verhalten ist ein planvolles und gesichertes Auffinden von Eiern und schlüpfenden Larven in größerer Anzahl für Prädatoren und Parasiten nochmals vermindert. Durch die auffallende Ortstreue der *Gyrophæna*-Larven (siehe hierzu auch Punkt 4.7.2.5.2) wird zudem durch die Strategie der Einzeleiablage die intraspezifische Nahrungskonkurrenz bei den Larven weiter herabgesetzt.

Die vorliegenden Ergebnisse belegen, daß zwei nahe verwandte Arten *G. joyioides* und *G. gentilis*, vermutlich in Anpassung an ihr wenig kalkulierbares und ephemeres Mikrohabitat der agaricoiden Basidiome in ihrem Lebenszyklus zwei unterschiedliche Strategien der Brutfürsorge evolvierten. Während *G. joyioides* im Verhaltenselement der Brutfürsorge ihr Gelege schützend mit aus den Pilzlamellen entnommenem Hyphenmaterial abdeckt, wird bei *G. gentilis* diese Schutzfunktion nochmals erhöht, indem das Gelege bis zur gänzlichen Entwicklung der Eilarven im mütterlichen Abdomen verwahrt wird. Nachdem in dieser Studie zwar keine Oviposition beobachtet werden konnte, jedoch von WHITE (1977) eine Einzeleiablage berichtet wird, ist bei *G. gentilis* das brutfürsorgliche Verhaltenselement der Ovoviviparie anzuführen. Das Muttertier kann die schlupfbereite Nachkommenschaft an die optimal entwickelten Basidiome bringen und damit eine ideale Synchronisation zwischen der Sporulationsphase des Fruchtkörpers und der Larvalentwicklung herstellen. Die insgesamt nur kurze Zeitspanne der Sporulation in der Optimalphase der agaricoiden Pilzfruchtkörper kann somit von den Käferlarven effizient ausgeschöpft werden, ohne einen Zeitverlust in Kauf zu nehmen, der sich unweigerlich bei einer Eilarvenentwicklung am Basidiom einstellen würde. Aufgrund einer verlangsamten Eilarvenentwicklung ist die Ovoviviparie insbesondere bei kühlen Witterungsverhältnissen als vorteilhafter spezifischer Anpassungsmechanismus von *G. gentilis* an das Mikrohabitat der agaricoiden Basidiome herauszustellen. Diese spezielle Brutfürsorgestrategie wird als Grundstein für eine Etablierung von *G. gentilis* auch in den kühleren Höhen- und Jahreszeitklimaten angesehen.

4.7.2.5 Die postembryonale Entwicklung bei *Gyrophæna* spp.

In den nachfolgenden Punkten wird mit der Betrachtung der Postembryonalentwicklung der weitere Entwicklungsgang der Käfer nach dem Schlupf der Eilarve bis zur Imago studiert. Die postembryonale Entwicklung ist in drei Larvenphasen, in eine Vorpuppenphase, in die Phase der Puppenruhe und in die abschließende Imaginalphase gegliedert. Die nicht immer unterschiedene Vorpuppenphase kennzeichnet sich gegenüber dem dritten Larvalstadium durch die beginnende Unbeweglichkeit der Käferlarve des dritten Stadiums (siehe hierzu z.B. LIPKOW, 1966). Die in den Aufzuchtversuchen eingesetzten Käferlarven konnten nicht auf Artniveau determiniert werden. Deswegen müssen sich die Aussagen zur Larvalentwicklung größtenteils auf die Gattung *Gyrophæna* beziehen. Lediglich für einige Käferlarven, die sich

bis zu eindeutig bestimmbareren Imagines entwickelten, konnte rückwirkend eine artspezifische Aussage über die Zeitdauer der Larvalentwicklung gegeben werden.

4.7.2.5.1 Das erste Larvenstadium

Die in Abbildung 58 aufgeschlüsselten Ergebnisse der zwei Aufzuchtversuche zum ersten Larvenstadium dokumentieren im Versuch (1) bei einer konstanten Temperatur von 16°C eine Weiterentwicklung des ersten Larvenstadiums zum zweiten Larvenstadium innerhalb von weniger als 24 Stunden. Neben dem unterschiedlichen Erscheinungsbild der Larvenstadien belegen die in den Aufzuchtsschalen zurückgebliebenen Exuvien des ersten Larvenstadiums diesen Entwicklungsschritt eindrücklich. Für *Phanerota fasciata*, eine gleichfalls mykophag Art aus der Schwestergattung der *Gyrophæna*, wies ASHE (1981) mit einer mittleren Dauer des ersten Larvenstadiums von lediglich 14,2 Stunden gleichfalls die zügige Entwicklung des ersten Larvalstadiums nach. Wie das Eilarvenstadium kennzeichnet sich auch das erste Larvenstadium durch eine rasche Entwicklung, die in Analogie zur Eilarvenentwicklung als Anpassungsmechanismus an die kurze Präsenz der agaricoiden Basidiome zu interpretieren ist. Eine derart schnell voranschreitende Larvenentwicklung ist nur möglich, wenn der direkte Zugang zur Nahrungsquelle offensteht und die Larven in kurzer Zeit genügend Nahrung aufnehmen können. Die Bedeutung der sofortigen Nahrungsaufnahme wird im Laborexperiment eindringlich vor Augen geführt. Die schlüpfenden Larven des ersten Stadiums verhungerten innerhalb kurzer Zeit, wenn ihnen geeignete Nahrung verweigert wird. Die Bedeutung der sofortigen Nahrungsverfügbarkeit für die schlüpfenden Eilarven wird durch Beobachtungen von ASHE (1981) zusätzlich untermauert. Der Autor berichtet über eine sofortig beginnende Nahrungsaufnahme, wiewohl die Larven ihre Eihüllen noch nicht vollständig verlassen hatten. Anhand dieser Befunde wird offensichtlich, daß das Entwicklungsstadium der Pilzfruchtkörper von elementarer Bedeutung für die Larvenentwicklung ist. Nur wenn sich die Basidiome tatsächlich in der Sporulationsphase befinden, können die schlüpfenden sporophagen *Gyrophæna*-Larven auch sofort mit der notwendigen Nahrungsaufnahme beginnen. In diesem ernährungsphysiologischen Aspekt verbirgt sich somit eine weitere Erklärung, warum Imagines der *Gyrophænae* die Basidiome in der Aufschirmphase, wenn die Basidiosporenproduktion noch nicht eingesetzt hat, fast nie besiedeln und sich vielzählig erst an Pilzfruchtkörpern des Optimalstadiums und somit in der Phase der Sporenreifung einstellen. Nur an diesen Basidiomen mit einem sporulierenden Hymenium können auch die Käferlarven sofort über ihre spezielle Nahrungsressource verfügen.

Insgesamt kennzeichnet sich das erste Larvenstadium durch eine hohe Anfälligkeit gegenüber Umwelteinflüssen. Wie die Eier ist auch das erste Larvenstadium sehr empfindlich gegenüber mangelnder Luft- und Substratfeuchte. Das an der Raumluft innerhalb von 3 Minuten erfolgende Eintrocknen der Larve dokumentiert in diesem Stadium den noch mangelhaften Transpirationsschutz durch die Kutikula. Die Durchlässigkeit der Kutikula ist vermutlich auch der Grund für die erhebliche Anfälligkeit des ersten Larvenstadiums gegenüber schädigenden Gasen. Faulgase, die bei den unvermeidlichen Fäulnisprozessen

alternder Basidiome entstehen, werden nicht ausreichend von der Kutikula abgehalten und führen in kurzer Zeit zur innerlichen Vergiftung. In den Aufzuchtsschalen wurden kleine Pilzlamellenstücke oder Stücke handelsüblicher Bäckerhefe als Nahrungsquelle für die Käferlarven angeboten. Von diesen Fruchtkörperstücken ausgehende Fäulnisprozesse führten mutmaßlich zu derartigen inneren Vergiftungen, so daß die Larven in den kleinen, weitgehend luftdichten Aufzuchtgefäßen oftmals abstarben, obwohl oftmals keine äußerlich erkennbaren Schädigungen feststellbar waren. Auch der beständige, bei den Kontrollen vorgenommenen Austausch von Gefäßen und Nahrung konnte das Absterben der Larven letztlich nicht verhindern. Das Fehlen äußerer Schädigungen könnte auch darauf hindeuten, daß die Larven verhungerten, da sie dargebotene Lamellenstücke möglicherweise wegen einsetzender Fäulnis nicht mehr als Nahrungsquelle akzeptierten. Zur Umgehung der Problematik der Anreicherung von Faulgasen in den Aufzuchtsschalen könnten größere Aufzuchtgefäße eingesetzt werden, so daß die Konzentration der toxischen Faulgase in den größeren Raumvolumen abgeschwächt wird. Allerdings erschwert ein vergrößerter Raum die erforderliche Überwachung der sehr kleinen Ei- und Larvenstadien. Eine Belüftung könnte ebenfalls eine Anreicherung von Faulgasen in den Aufzuchtgefäßen verhindern, birgt jedoch den Nachteil, daß durch den beständigen Luftstrom die Luft- und insbesondere die Substratfeuchte im Aufzuchtgefäß kontinuierlich abnehmen würde. In Vorversuchen der in der vorliegenden Studie berichteten Aufzuchtsexperimente stellte sich somit auch heraus, daß selbst ein Anfeuchten des Luftstromes durch dessen Leitung durch mit Wasser gefüllte Waschflaschen ein Absterben der Larven in den Aufzuchtgefäßen infolge einer Austrocknung nicht ausreichend verhindern konnte.

Die aufgrund des ungenügenden Kutikulaschutzes durch Faulgase induzierte Vergiftung der Larven, die Empfindlichkeit der Larven gegenüber Austrocknung und eine Verweigerung alter Lamellenstücke als Nahrung, erbringen weitere Erklärungen für die charakteristischen Besiedlungspräferenzen der Gyrophaenae hinsichtlich der Altersstadien der agaricoiden Basidiome. Bereits von BENICK (1952) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) wurde die Eigenart der Gyrophaenae herausgestellt, faulende Fruchtkörper nicht zu besiedeln. Durch die Freisetzung von Faulgasen und durch die Anreicherung von Bakterien, Pilzen und Nematoden auf den in Fäulnis übergehenden Fruchtkörpern sind diese für Imagines und insbesondere für die Käfernachkommenschaft schadbringend. Dieser Zusammenhang erklärt die eingeengte Besiedlungspräferenz der Gyrophaenae auf vollständig aufgeschirmte, sporulierende und noch nicht faulende Basidiome.

Der Zusammenhang bietet jedoch auch eine Erklärung für die Besiedlungspräferenz der Gyrophaenae für die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Bereits unter den Punkten 4.2.1.1 und 4.3.1 wurde dargelegt, daß die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* im Alterungsprozeß unter natürlichen Bedingungen eher selten in eine hochgradige Fäulnisphase übergehen. Nach SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) neigen die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* vor allem im Sommer weit eher zum Eintrocknen als zur Fäulnis. Dies gilt ebenso für die schwächtigen Fruchtkörper von *Marasmius alliaceus*, die kaum Plektenchymmasse (siehe Punkt 3.3.2.2.1.3 und Tabelle A29)

und Wasserspeicherkapazität für eine umfassende Fruchtkörperfäulnis besitzen. Basidiome von *Pholiota* spp. oder auch von *Armillaria mellea* agg. kennzeichnen sich hingegen durch eine extreme Fäulnis, in der die Fruchtkörper unter massivem Aufkommen von Bakterien förmlich zerfließen. Vor den genannten Hintergründen ist es einsichtig, warum die Gyrophaenae selten an den Basidiomen von *Pholiota* spp. und *Armillaria mellea* agg. zu finden sind und die Fruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* präferieren. Während andere Insekten, beispielsweise Käfer der Gattung *Atheta* oder auch Dipteren aus den Familien der Phoridae, Platypeziden oder Sphaeroceridae regelrecht von faulenden Pilzfruchtkörpern angezogen werden und ihre Larven in dem zerfließenden Fruchtkörperbrei überleben, werden faulende Fruchtkörper von den Gyrophaenae gemieden. Eine durch die Präsentation der Pilzfruchtkörper bedingte Anreicherung von Faulgasen in den Flugkäfigen wurde auch in diesem Zusammenhang als Erklärung für die teilweise hohen Besiedlungsausfälle in den entsprechenden Experimenten diskutiert.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß die Entwicklung des ersten Larvenstadiums der Gyrophaenae innerhalb von lediglich 24 Stunden abgeschlossen ist. Dieser im Vergleich zu anderen Insekten rasche Entwicklungsgang (siehe Tabelle 71) wird als Anpassungsmechanismus an die Kurzlebigkeit der Habitat- und Nahrungsressource der agaricoiden Basidiome gedeutet. Das erste Larvenstadium ist durch eine hohe Anfälligkeit gegenüber Nahrungsmangel, Austrocknung und Faulstoffen gekennzeichnet. Für die bei unzureichender Feuchte rasch erfolgende Austrocknung wurde der in diesem Entwicklungsstadium noch unzureichende Kutikulaschutz diskutiert. Dieser mangelnde Schutz könnte auch den Hintergrund für die hohe Anfälligkeit der Larven gegenüber Faulgasen bilden, die bei der sich mit dem Alterungsprozeß der Fruchtkörper einstellenden Fruchtkörperfäulnis entstehen. Diese hohe Anfälligkeit der Larven gegenüber Umwelteinflüssen wird als eine Triebfeder für die kennzeichnende Besiedlungsstruktur der adulten Käfer an definierte Alterungsstadien der agaricoiden Basidiomen und für die artspezifischen Besiedlungspräferenzen für die *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen angesehen.

4.7.2.5.2 Zweites und drittes Larven- und Vorpuppen- und Puppenstadium

Wie aus den Zuchtergebnissen in Tabelle 56 hervorgeht, entwickelte sich nur ein geringer Anteil von den in den Aufzuchtversuchen eingesetzten Larven des zweiten Stadiums bis zum Puppen- oder Imaginalstadium. Einige Käfer erreichten das Vorpuppenstadium (siehe Abbildungen 61 und 62), starben jedoch in dieser Entwicklungsphase ab. Insgesamt entwickelten sich in nur 35 Prozent der 20 Versuchsansätze die Käferlarven bis zum Puppenstadium. Von den Versuchsansätzen, in denen das Puppenstadium erreicht wurde, erfolgte lediglich in 29 Prozent der Versuchsansätze eine Entwicklung zur Imago (*G. joyioides*). Die hohe Mortalitätsrate in den Aufzuchtversuchen verdeutlicht die hohe Anfälligkeit aller Entwicklungsstadien unter dem Experimentaldesign der Aufzuchtversuche.

In den Aufzuchtversuchen wurden den Larven mit *Megacollybia platyphylla*-Lamellenstücken, *Russula cyanoxantha*-Lamellenstücken und mit Stücken handelsüblicher

frischer Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) drei verschiedene Nahrungsquellen dargeboten. Bezogen auf den Entwicklungserfolg der Käferlarven war die Fütterung mit *Saccharomyces cerevisiae* am effektivsten, denn lediglich in Versuchsansätzen mit dieser Fütterung entwickelten sich die Käferlarven bis zum Imaginalstadium (AZS_Nr. 00.01 und 00.10). Alle Imaginalstadien gehörten der Art *G. joyioides* an. Bei Larven aus gleichen Eigelegen war zudem tendenziell ein Entwicklungsvorsprung bei Larven, die mit *Saccharomyces cerevisiae* gefüttert wurden, zu verzeichnen (siehe Abbildung 59). Dieses Ergebnis, daß sich *G. joyioides* in den Aufzuchtversuchen lediglich mit *Saccharomyces cerevisiae* zur Imago entwickelt, mag andeuten, daß zumindest die Larven dieser Käferart ein erweitertes mykophages Nahrungsspektrum besitzen, das nicht nur verschiedene Pilzarten sondern auch die Struktur der Nahrungsressource betrifft. Wurden den Larven als Nahrungsquelle Lamellenstücke von *Russula cyanoxantha* dargeboten, erreichten vergleichsweise viele Larven das Vorpuppen- und Puppenstadium (siehe Tabelle 56). *Russula cyanoxantha* ist nach KRIEGLSTEINER (2000) in Deutschland eine gemeine Pilzart, die in fast allen Waldgesellschaften der Klasse der Querco-Fagetae zu finden ist. Mit einer potentiellen Fruktifikationsspanne von Juni bis Oktober (KRIEGLSTEINER, 2000) stimmt diese Pilzart weitgehend mit dem Fruktifikationszeitraum von *Megacollybia platyphylla* überein. Trotz dieser besiedlungsfördernd einzustufenden Eigenschaften waren die Basidiome von *Russula cyanoxantha*, die insbesondere im Waldgebiet Lahnberge mit größerer Abundanz fruktifizierten, nicht mit Käfern der Gattung *Gyrophana* besiedelt. Auch RUSCH (1990) bestätigt in seiner Studie eine insgesamt geringe Besiedlungsquote von *Gyrophana* spp. an den Basidiomen der Gattung *Russula*. BENICK (1952) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) wiesen jedoch wiederum *Gyrophana*-Arten an verschiedenen *Russula*-Arten nach. Durch die fehlenden Angaben über eine Besiedlungskonstanz und eventuell vorhandene Käferlarven sind diese Angaben jedoch schwer einzuordnen. Nicht nur die Basidiome von *Russula cyanoxantha*, sondern auch die von *Hypholoma fasciculare* oder *Hypholoma capnoides* haben aufgrund ihres Fruktifikationstypus (hoher Verbreitungsgrad, Fruchtkörperabundanz, büscheliger Wuchs) durchaus günstige Qualitäten als Habitatressource. Die im Rahmen der vorliegenden Studie vorgenommenen Untersuchungen belegen eine Käferbesiedlung und Larvenfunde (siehe Tabelle 54) der *Gyrophanae* an diesen Arten und weisen auf die potentielle Annehmbarkeit dieser Basidiome für die Larvenaufzucht hin. Aufgrund der Besiedlungskonstanz und der vorgefundenen Individuenzahlen kann für diese Einzelsysteme jedoch kein spezielles Assoziationsniveau ausgesprochen werden. Offenkundig können sich die Käferlarven jedoch an weit mehr Fruchtkörpern von Pilzarten entwickeln als von den adulten Käfern effektiv besiedelt werden. Eine unzureichende Diskriminierungsmöglichkeit dieser Pilzarten oder die unzulängliche Eignung der Basidiome als Habitat- und Nahrungsressource für adulte Käfer können die Asymmetrie zwischen der eingeschränkten Fruchtkörperbesiedlung bei adulten Käfern und dem erweiterten Nutzungspotential bei den Käferlarven erklären. Nach den vorliegenden Ergebnissen scheint die unter Punkt 4.6.1.4 diskutierte Besiedlungspräferenz an den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen tatsächlich primär auf das Imaginalstadium zurückzugehen, verfügen doch Käferlarven offenbar über ein breites Nahrungsspektrum. Da

jedoch keine Beobachtungen über die tatsächlichen Entwicklungserfolge der Käferlarven an den Basidiomen dieser Nichtzielpilzarten vorliegen, wäre auch ein verminderter langfristiger Entwicklungserfolg der Nachkommenschaft als mögliche Erklärung für die hier als unspezifisch klassifizierten Basidiombesiedlungen (siehe Tabelle 54) heranzuziehen.

Bei der Nahrungsaufnahme der Käferlarven war eine hohe Ortstreue, die lediglich bei äußeren Störungen, unterbrochen wurde, zu beobachten. Bei der Aufsammlung verursachte unregelmäßige Erschütterungen der Fruchtkörper oder das Durchfahren der Lamellen mit einem feinen Pinsel sind als derartige Störfaktoren aufzuführen. Durch diese Ortstreue, deren Basis die von den adulten Weibchen hervorgebrachte breite Verteilung der Gelege auf die einzelnen Lamellenfächer ist, wird die Gefahr einer auf der begrenzten Ansiedlungsfläche entstehenden intra- und interspezifischen Nahrungskonkurrenz weitgehend unterbunden. Diese Verhaltensweise der Ortstreue der Käferlarven ist somit nicht nur energetisch vorteilhaft, da unnötige Ortsbewegungen direkt an der Nahrungsquelle vermieden werden, sie kann ebenso als spezifisches Anpassungselement der Pilzkäferlarven an das Umfeld der kurzlebigen und flächenbegrenzten agaricoiden Basidiome (z.B. *Marasmius alliaceus*) angesehen werden.

Die Abbildungen 61 und 62 veranschaulichen in Zeitskalen den Verlauf der Käferentwicklung in den Versuchsansätzen, in denen sich Puppenstadien entwickelten. In der Tabelle 71 ist die Zeitfolge und die durchschnittliche Zeitdauer der einzelnen Entwicklungsstadien von *G. joyioides* aufgezeigt. Die drei mykophagen Larvenstadien benötigten unter den Experimentalbedingungen für die Entwicklung durchschnittlich acht Tage. Bei *Phanerota fasciata* fand ASHE (1981) für die drei Käferlarvenstadien eine Entwicklungszeit von lediglich 4,4 Tagen. LESCHEN und ALLEN (1988) notierten bei *Oxyporus vittatus* Gravenhorst, einer gleichfalls in seiner Ontogenese an Hutpilze (Basidiomycetes) gebundenen Käferart, eine mittlere Dauer der Larvenentwicklung von acht Tagen. Beide Studien wurden bei Versuchstemperaturen zwischen 22°C und 24°C durchgeführt. Gegenüber den Aufzuchtversuchen dieser Studie war die Versuchstemperatur somit um 6°C bis 8°C erhöht. Für einen detaillierten Vergleich wird in Tabelle 71 die Entwicklungsdauer der einzelnen Larvenentwicklungsstadien von *G. joyioides*, *Phanerota fasciata*, und *Oxyporus vittatus* einander gegenübergestellt. Zur besseren vergleichenden Einschätzung und insbesondere zur Betonung der Kürze der Entwicklungsdauer der Larvalentwicklung bei den drei fruchtkörperassoziierten mykophagen Käferarten wird überdies die Larvalentwicklung von *Tachinus rufipes* (Deg.) angeführt, einer nicht mit Hutpilzen assoziierten, sondern räuberisch lebenden Staphylinidenart der Laubstreu. Zunächst wird in Tabelle 71 die Entwicklungsdauer der drei Larvenstadien miteinander verglichen, anschließend werden in Tabelle 72 weiterführend die restlichen Entwicklungsstadien in ihren Entwicklungszeiten vergleichend gegenübergestellt. Es wurde berichtet, daß die Käferlarven in der vorliegenden Studie nicht in allen Fällen auf ihre Art determiniert werden konnten. Aufgrund der Besiedlungsdominanzen kann jedoch davon ausgegangen werden, daß es sich bei den Käferlarven vorwiegend um *G. joyioides* handelte. Da überdies die zur Entwicklung gekommenen Imagines allesamt *G. joyioides* angehörten, wird bei diesen Betrachtungen diese Käferart stellvertretend eingesetzt.

Tabelle 71: Vergleichende Gegenüberstellung der mittleren Entwicklungszeiten der ersten drei Larvenstadien von den in ihrer Ontogenese an Pilzfruchtkörper gebundenen Käferarten *G. joyioides*, *Phanerota fasciata* und *Oxyporus vittatus* mit der zoophagen Käferart *Tachinus rufipes*. Die unterschiedlichen Temperaturbedingungen bei den jeweiligen Aufzuchtversuchen sind zu beachten. L. I: erste Larvenstadium, L. II: zweites Larvenstadium, L. III: drittes Larvenstadium, m. ED: mittlere Entwicklungsdauer, n. e.: nicht erfaßt.

	<i>G. joyioides</i>		<i>Phanerota fasciata</i>	<i>Oxyporus vittatus</i>	<i>Tachinus rufipes</i>	
Quelle			ASHE (1981)	LESCHEN u. ALLEN (1988)	LIPKOW (1966)	
Temperatur	16°C		22°C – 24°C	22°C	15°C	25°C
Eilarve	1 Tag		n. e.	1 Tag	n. e.	n. e.
Larve I	1,5 Tage		0,6 Tage (14,2 h)	0,6 Tage (16 h)	5,4 Tage	3,4 Tage
Larve II	1,5 Tage		0,6 Tage (14,8 h)	2,02 Tage (28 h)	2,7 Tage	5,2 Tage
Larve III	5 Tage		3,2 Tage	6 Tage	4,8 Tage	8,4 Tage
m. ED L I bis L III	8 Tage		4,4 Tage	8,62 Tage	12,9 Tage	17 Tage
%Anteil der m. ED gegenüber der Referenzart <i>T. rufipes</i> bei 25°C und 15°C	25°C	15°C	25°C	25°C		
	66,67	47,06	34,11	66,82		

Die mittlere Entwicklungsdauer (m. ED) der drei Larvenstadien der drei fruchtkörperassoziierten mykophagen Käferarten *G. joyioides*, *Phanerota fasciata* und *Oxyporus vittatus* ist gegenüber der zoophagen Staphylinidenart *Tachinus rufipes*, sichtlich verkürzt. Bei vergleichbaren Temperaturverhältnissen benötigt *Phanerota fasciata* lediglich ein Drittel und *Oxyporus vittatus* nur zwei Drittel der Zeit, die *Tachinus rufipes* für seine Larvenentwicklung bedarf. Die Entwicklungsdauer der drei Larvenstadien von *G. joyioides* beträgt selbst bei einer um 10°C verminderter Temperatur lediglich zwei Drittel der Entwicklungszeit von *Tachinus rufipes*. Bei vergleichbaren Temperaturverhältnissen von 16°C beziehungsweise 15°C ist die Entwicklungszeit von *G. joyioides* gegenüber der Larvenentwicklungsdauer von *Tachinus rufipes* sogar um die Hälfte verkürzt.

Am Beispiel von *Tachyporus hypnorum* (Fabricius) weist LIPKOW (1966) darauf hin, daß in einem physiologischen Temperaturbereich zwischen 15°C und 25°C die Embryonalentwicklung nach dem van't Hoff'schen Gesetz verläuft. Dabei verdoppelt bis verdreifacht sich die Entwicklungsgeschwindigkeit bei einer Temperatursteigerung um 10°C. Unter der Voraussetzung der Übertragbarkeit dieses Gesetzes auf die vorliegenden Fälle, ist bei entsprechender Versuchstemperatur bei *G. joyioides* eine annähernd ähnlicher Entwicklungszeitraum anzunehmen, wie er von ASHE (1981) für *Phanerota fasciata* bei Temperaturen zwischen 22°C und 24°C dokumentiert wurde. Allerdings gilt nach den Ergebnissen dieser Studie zu bedenken, daß eine Temperaturerhöhung die zunehmende Gefahr eines Infektionspotentials der Larven durch Mikroorganismen mit sich bringt. Wie bei der Eilarvenentwicklung unterliegt auch die Entwicklungsgeschwindigkeit und die Überlebensrate der Käferlarven dem Spannungsfeld zwischen den exogenen Faktoren, Temperatur und Luftfeuchte, und dem Infektionspotential von Mikroorganismen.

Der für die gesamte Larvenentwicklung benötigte Zeitraum von 4,4 Tagen (22°C bis 24°C) (ASHE, 1981) bis zu acht Tagen (16°C) befindet sich im zeitlichen Rahmen der durchschnittlichen Standzeit agaricoider Basidiomen (LACY, 1984; LEUSINK, 1995; RICHARDSON, 1970, siehe auch Tabelle 11 und Abbildungen 22 bis 24, Standzeit der Basidiome von *Megacollybia platyphylla*). Die Dauer der Larvalentwicklung kann in einen Zeitabschnitt der Fruchtkörperentwicklung erfolgen, in der die Sporenreifung im Hymenium aktiv ist und die Basidiome eine fortgeschrittene Zersetzungsphase noch nicht erreicht haben. Die vergleichsweise rasche Larvalentwicklung gewährleistet den mykophagen-sporophagen Käferlarven somit die notwendige Synchronisierung zwischen Pilzsporulation und eigener Larvalentwicklung. Wie ASHE (1984b) ausführt, ist die schnelle Entwicklung der Larvenstadien zweifellos eine beachtenswerte und notwendige Anpassung der spezialisierten Gyrophaenae, um die rasch vergänglichen Fruchtkörper effizient zu nutzen und das Überleben der Käferpopulationen an den ephemeren und wenig kalkulierbaren Mikrohabitaten der agaricoiden Basidiome zu sichern.

An den Basidiomen wurden durchweg Larven im ersten, zweiten oder im dritten Stadium, jedoch niemals die Vorpuppen- oder Puppenstadien beobachtet. Dieses Faktum deutet daraufhin, daß das dritte Larvenstadium die Fruchtkörper verläßt, um die Ruhestadien der Vorpuppe und Puppe in der Laubstreu, in Boden- oder Holznischen zu überdauern. ASHE (1986) bestätigt diese Auffassung, indem er über verpuppungsbereite Larven berichtet, die am Basidiom eine Unruhe erfaßt und die schließlich zum Zweck der Verpuppung die Pilzfruchtkörper verlassen. Wie von ASHE (1981) für *Phanerota fasciata* dokumentiert, wurde auch bei den Gyrophaenae in den Aufzuchtsschalen der Bau von Puppenwiegen erfaßt, die aus einem unregelmäßigen fädigen Gespinst bestehen. Die Gespinstfäden werden an Spinndrüsen am Hinterende der *Gyrophaena*-Larven produziert (ASHE, 1984a). Auch das in den Aufzuchtsschalen beobachtete Einfügen von Substratteilchen aus der unmittelbaren Umgebung in das den Kokon bildende Gespinst wird gleichfalls von ASHE (1981) für *Phanerota fasciata* berichtet. Es ist zu vermuten, daß diese in das Gespinst eingefügten Substratteile bei der Tarnung der Puppenwiege eine Rolle spielen oder zur Stabilisierung der unregelmäßigen Gespinsthülle beitragen. Das Auswandern der verpuppungsfähigen Larven aus den Basidiomen ist eine nutzbringende Anpassung, um die spätere Puppenphase dem Bereich der sich später zersetzenden Fruchtkörper und der dabei entstehenden toxischen Faulgase zu entziehen. Der in den Abbildungen 67 und 68 wiedergegebene Bau von Puppenwiegen direkt am Fruchtkörper wurde im Freiland niemals beobachtet und ist als Laborartefakt einzustufen. So muß der Bau von Puppenwiegen zwischen den Lamellen von *Marasmius alliaceus* zum einen auf das Fehlen von anderen geeigneten Verpuppungsmaterialien in den Aufzuchtsschalen zurückgeführt werden. Zum anderen bargen die in diesem Aufzuchtversuch bereits eingetrockneten Basidiomstücke nicht mehr die Gefahr eines Fäulnisprozesses.

In Analogie zu den Larvenstadien werden nun auch die Entwicklungszeiten der Vorpuppen- und Puppenstadien zwischen den vier Käferarten verglichen (siehe Tabelle 71). Im Unterschied zu dem vorherigen Vergleich wird in Tabelle 72 bei der Referenzart *Tachinus*

rufipes die mittlere Entwicklungsdauer bei Versuchstemperaturen von 15°C und 20°C betrachtet, da die Temperatur von 25°C bei *Tachinus rufipes* bereits außerhalb der vitalen Zone liegt und die Puppenstadien dieser Käferart bei dieser Temperatur nach mehreren Tagen absterben (LIPKOW, 1966). ASHE (1981) unterschied in seiner Studie nicht zwischen dem Vorpuppen- und Puppenstadium.

Tabelle 72: Vergleichende Gegenüberstellung der mittleren Entwicklungszeiten der Vorpuppen- und Puppenstadien von den in ihrer Ontogenese an Pilzfruchtkörper gebundenen Käferarten *G. joyioides*, *Phanerota fasciata* und *Oxyporus vittatus* mit der zoophagen Käferart *Tachinus rufipes*. Die unterschiedlichen Temperaturbedingungen bei den jeweiligen Aufzuchtversuchen sind zu beachten. m. ED: mittlere Entwicklungsdauer, VP: Vorpuppe, P: Puppe.

	<i>G. joyioides</i>		<i>Phanerota fasciata</i>		<i>Oxyporus vittatus</i>		<i>Tachinus rufipes</i>	
Quelle			ASHE (1981)		LESCHEN u. ALLEN (1988)		LIPKOW (1966)	
Temperatur	16°C		22°C – 24°C		22°C		15°C	20°C
Vorpuppe	3 Tage		10 Tage		3,5 Tage		6,3 Tage	3,5 Tage
Puppe	11 Tage				6 Tage		16,3 Tage	8,2 Tage
m. ED VP und P	14 Tage		10 Tage		9,5 Tage		24,6 Tage	11,7 Tage
% - Anteil der m. ED gegenüber der Referenzart <i>T. rufipes</i> bei 15°C und 20°C	15°C	20°C	15°C	20°C	15°C	20°C		
	56,91	119,66	40,65	85,47	38,62	81,20		

Der Entwicklungszeitraum der Puppenstadien der zoophagen *Tachinus rufipes* unter der Temperaturbedingung von 20°C unterscheidet sich von dem Entwicklungszeitraum der drei mykophagen Käferarten trotz der Temperaturunterschiede nur unwesentlich. Da die Käfer in diesen Ruhestadien keine Nahrung mehr aufnehmen und die Verpuppung nicht an die Pilzfruchtkörper gebunden ist, ist in dieser Phase die noch in der Larvalentwicklung zwingend geforderte rasche und synchron mit der Pilzsporulation verlaufende Käferentwicklung nicht mehr erforderlich. Ein Vergleich der Puppenentwicklungsdauer zwischen *G. joyioides* (16°C) und *Tachinus rufipes* (15°C) unter den tieferen Temperaturbedingungen verdeutlicht jedoch, daß *G. joyioides* auch im Puppenstadium lediglich die Hälfte der Entwicklungszeit von *Tachinus rufipes* benötigt. Dieser Befund gibt einen Hinweis darauf, daß bei *G. joyioides* eine Temperatur von 16°C einen Ausschnitt aus dem Vorzugstemperaturbereich dieser Art abbildet. Da ASHE (1981) bei der nahe verwandten *Phanerota fasciata* bei Temperaturen von 22°C bis 24°C eine beschleunigte Entwicklung feststellte und LIPKOW (1966) mit dem Absterben der *Tachinus rufipes*-Puppen bei 25°C andererseits den schädigenden Einfluß von zu hohen Temperaturen auf hygrophile Käfer beschreibt, wird hier für die Gyrophaenae ein Gesamtvorzugstemperaturkorridor von 16°C bis 24°C vorgeschlagen, in dem auch der unter Punkt 4.7.2.4.2.1 aufgezeigte nutzbringende Temperaturkorridor von 16°C bis 18°C integriert ist. Dieser Temperaturbereich spiegelt bei den Gyrophaenae die vorherrschenden Temperaturschwankungen in den Phasen mit hohen Aktivitätsdichten insbesondere in den Monaten Juni und Juli wider.

Die in den Aufzuchtversuchen geschlüpften Imagines zeigten direkt in den Aufzuchtsschalen Flugbewegungen. Diese Beobachtungen stimmen mit Aussagen von ASHE (1981) überein, der anführt, daß immature Imagines von *Phanerota fasciata* bereits flugfähig waren, obwohl der Aushärtungsprozeß ihrer Kutikula noch nicht vollständig abgeschlossen war. Aufgrund der schnellen Entwicklung vom Ei bis zur Imago und der bereits im immaturren Stadium etablierten Flugfähigkeit der Pilzkäfer und einer nicht beobachteten Dormanzphase bei der Käferentwicklung, erscheint die Aussage von BATTEN (1973), daß *G. gentilis* in Holland bivoltin sei, unwahrscheinlich. Allein auch aufgrund der Fruktifikation der agaricoiden Pilze mit teilweise kurzen, aber auch ausgedehnten distinkten Fruktifikationsperioden erscheint eine Strategie mit lediglich zwei Generationszyklen kaum geeignet, um dem Diskontinuum der Nahrungs- und Habitatressource dauerhaft entgegenzuwirken und erfolgreiche Käferpopulationen aufzubauen.

Insgesamt zeichneten sich auch die Entwicklungsstadien vom zweiten Larvenstadium bis zur Puppenphase der Pilzkäfer in dem Versuchsdesign der Aufzuchtsschalen durch eine hohe Anfälligkeit aus. In allen Entwicklungsphasen trat eine hohe Mortalitätsrate auf. Nichtsdestotrotz konnten erfolgreiche Aufzuchten eine rasche temperaturabhängige Postembryonalentwicklung bei *Gyrophæna* belegen. Bei *G. joyioides* wurde bei 16°C eine Gesamtentwicklungsdauer vom Ei bis zur Imago von 22-24 Tagen ermittelt. Die entscheidende Entwicklungsdauer der an die agaricoiden Basidiome gebundenen Larvenstadien erfolgte bei dieser Temperatur innerhalb von acht Tagen. ASHE (1981) ermittelte bei Temperaturen von 22°C bis 24°C bei der nahe verwandten Käferart *Phanerota fasciata* sogar eine Gesamtentwicklung von lediglich 14 Tagen. Die Larvalentwicklung erfolgte bei diesen Temperaturen in lediglich viereinhalb Tagen. Insbesondere die rasche Larvalentwicklung ist als spezifisches Anpassungselement an die Kurzlebigkeit der agaricoiden Basidiome zu sehen. Die Käferlarven können die Sporulationsphase des agaricoiden Pilzes nutzen, ohne Gefahr zu laufen, von der schadbringenden Verfallsphase der Pilzfruchtkörper betroffen zu werden, in der toxische Faulgase die Überlebensrate der Larven drastisch reduzieren würden. Die *Gyrophæna*-Larven sind in der Lage, Gespinnstfäden zu produzieren, mit der sie einfache Puppenwiegen aufbauen können. Diese befinden sich allerdings natürlicherweise nicht am Pilzfruchtkörper und es kann davon ausgegangen werden, daß sich die Verpuppung der Käfer im Boden oder im Holzsubstrat abspielt. In den Larvenaufzuchtversuchen erwiesen sich auch die Pilzarten *Russula cyanoxantha* und insbesondere *Saccharomyces cerevisiae* als geeignete Futtermittel. Dieser Umstand ist bei der eingeschränkten Besiedlungspräferenz an die Basidiome nur einiger weniger Pilzarten (siehe Tabelle 54) erstaunlich. Eine artspezifische Basidiomdiskriminierung und eine Nahrungsspezialisierung der Imagines zum Beispiel zur Herbeiführung der Ovarienreifung und der Oogenese mag Hintergrund für dieses Besiedlungsverhalten sein. Die Ortstreue der Larven bei der Nahrungsaufnahme wurde als spezifischer Anpassungsmechanismus zur Vermeidung unnötiger Energieverluste und zur Vermeidung intra- und interspezifischer Nahrungskonkurrenz an den kurzlebigen und flächenbegrenzten agaricoiden Basidiomen angesehen. Aus den hier vergleichend diskutierten verschiedenen Aufzuchtversuchen

hygrophiler Staphyliniden wurde für die Gyrophaenae ein Vorzugstemperaturkorridor von 16°C bis 24°C bei insgesamt hoher Luftfeuchte abgeleitet. Dabei ist zu beachten, daß bei der hohen Luftfeuchtigkeit eine erhöhte Temperatur nicht nur positive Effekte hat, indem die Larvalentwicklung schneller voranschreitet. Eine erhöhte Temperatur kann auch zu einem gesteigerten Infektionsdruck bei den Käferlarven durch Mikroorganismen führen.

4.7.2.6 Zusammenfassende Betrachtung über die Oviposition, späte Embryogenese und Postembryogenese bei *Gyrophaena* spp. innerhalb der Insekten-Pilz-Interaktion

Die in dieser Studie dominanten Pilzkäfer *G. joyioides* und *G. gentilis* verfügen über zwei völlig unterschiedliche Strategien der Brutfürsorge, um die gegenüber äußeren Einflüssen empfindlichen Entwicklungsstadien der Nachkommenschaft zu sichern. *G. joyioides* schützt ihre Eier, die in Gelegen von zumeist vier bis sechs Eiern am Grund der Lamellenfächer abgelegt werden, indem das Gelege mit Strukturelementen des Hymeniums abdeckt wird. Durch den hohen Verteilungsgrad der Gelege auf den Basidiomen ist die Zahl der schlüpfenden Larven pro Lamellenfach begrenzt. Diese Verteilung der Gelege am Basidiom bildet zusammen mit der hohen Ortstreue der Larvenstadien in den Lamellenfächern den Ausgangspunkt zur Reduktion intra- und interspezifischer Nahrungskonkurrenz bei den Käferlarven und kann als eine spezielle Anpassung an die zeitlich und räumlich begrenzte Ressource der agaricoiden Fruchtkörper angesehen werden.

Die Weibchen von *G. gentilis* sind hingegen ovovivipar und legen ihre Eier, in denen sich bereits schlupffertige Eilarven befinden, einzeln auf der Lamellenoberfläche der Fruchtkörper ab. Die Ovoviviparie von *G. gentilis* ist zweifellos eine bemerkenswerte Strategie der Brutfürsorge, um die Überlebensrate der Nachkommenschaft in dem ephemeren und wenig kalkulierbaren Mikrohabitat der agaricoiden Basidiome zu steigern. Neben der verbesserten Schutzfunktion der empfindlichen Eistadien können die schlupffähigen Eilarven vom Muttertier direkt an die Basidiome verbracht werden, die den Käferlarven optimale Nahrung bieten und somit auch eine rasche Larvalentwicklung ermöglichen. Ein Zeitverlust in der überlebensnotwendigen Synchronisation zwischen Pilzsporulation und Larvalentwicklung, wie er sonst durch die am Basidiom erfolgende Eilarvenreife unabdingbar ist, wird vermieden. Diese spezielle Strategie der Brutfürsorge von *G. gentilis* wurde als Anpassungsmechanismus an kühlere und somit die Eilarvenentwicklung verlängernde Temperaturverhältnisse diskutiert und als Basis für die im Jahresverlauf ausgeglichene Besiedlungsstruktur und für die verstärkte Artpräsenz in dem in der montanen Höhenstufe liegenden Waldgebiet Niddahänge angesehen.

Die Pilzsporen stellen die energiereiche Nahrungsressource für die mykophagen Käferstadien. Um eine effiziente Entwicklung der Larven zu gewährleisten, ist eine eng mit der Pilzsporulation synchronisierte Larvenentwicklung erforderlich. Wegen dieser Nahrungsspezialisierung auf die Hymenialstrukturen zum Zeitpunkt der Sporenreife und der Anfälligkeit der Käferlarven gegenüber Faulstoffen verkürzt sich die effektive Nutzungsphase der agaricoiden Basidiome für die Käferlarven innerhalb deren Standzeiten nochmals auf die im Optimalzustand der Basidiome liegende Sporulationsphase. An diese Bedingungen sind

die Gyrophaenae mit ihrer kurzen, in Abhängigkeit von der Temperatur in lediglich vier (22–24°C) bis acht Tagen (16°C) erfolgenden Larvalentwicklung ökonomisch hervorragend angepaßt. Die Entwicklung der Käferlarven erfolgt jedoch in einem Spannungsfeld zwischen Temperatur, Luftfeuchte und Infektionsdruck durch Mikroorganismen. In Abschätzung der Untersuchungen dieser Studie und der Literaturdaten wird für die Gyrophaenae ein Vorzugstemperaturkorridor von 16°C bis 24°C vorgeschlagen. Dieser Temperaturkorridor spiegelt Temperaturverhältnisse in den Monaten Juni und Juli wider, in denen die hier berichteten Interaktionssysteme häufig besonders intensiv auftreten.

In den Larvenaufzuchtversuchen erwies sich handelsübliche frischer Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) als effektive Nahrung für die Aufzucht der Pilzkäfer. Käferlarven des zweiten Larvenstadiums entwickelten sich auch dann gut, wenn ihnen *Saccharomyces cerevisiae* oder Lamellenstücken von Nichtzielpilzen (*Russula cyanoxantha*) als Nahrungsquelle dargeboten wurden. Dieser Befund überraschte bei der insgesamt auf wenige Pilzarten eingeschränkten spezifischen Basidiombesiedlung adulter Käfer. Als möglicher Hintergrund für die eingeschränkte spezifische Basidiomnutzung von nur wenigen agaricoiden Pilzarten durch die adulten Käfer, wurde bei den Imagines eine unzureichende Fruchtkörperdiskriminierung und ein eingeschränkteres effektives Nahrungsspektrum angenommen.

Zur Verpuppung verlassen die Gyrophaenae die Basidiome. Die Puppenruhe erfolgt in einer Puppenwiege. Die Larven umspinnen sich mit einem unregelmäßigen Gespinstgeflecht, in das Substratbestandteile der direkten Umgebung eingebaut werden. Bei *G. joyioides* dauerte die aus dem Vorpuppenstadium und dem eigentlichen Puppenstadium zusammengesetzte Puppenruhe bei 16°C ungefähr 12 bis 16 Tage. Der gesamte Entwicklungszyklus von *G. joyioides* von der Eiablage bis zur Imago erfolgte bei 16°C in einem Zeitraum von etwa 22 bis 24 Tagen.

4.7.3 Zusammenfassende Gesamtbetrachtung des Entwicklungszyklus‘ der Staphyliniden *G. joyioides* und *G. gentilis* an Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* bzw. *Marasmius alliaceus*

Obwohl das Raum-Zeit-Fenster zur Interaktion zwischen Insekten mit agaricoiden Basidiomen schmal ist und eine Anzahl von Einflußfaktoren (siehe Abbildung 75) das Interaktionsfenster zusätzlich verengen können, etablierten sich spezifische Käfer-Pilz-Interaktionssysteme. In dieser Studie wird herausgestellt, daß die Pilzkäfer der Gattung *Gyrophaena* durchaus generell eine Anzahl von Basidiomen verschiedener Pilzarten als Mikrohabitat für ihren Lebenszyklus nutzen können. Allerdings war auf der Grundlage der vorgefundenen Besiedlungskonstanzen und der Individuenzahlen der Käferarten an den Basidiomen lediglich bei den Fruchtkörpern von den Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* und zusätzlich noch bei Basidiomen von *Pluteus cervinus* eine offensichtliche spezifische *Gyrophaena*-Besiedlung zu verzeichnen. Der in der Studie herausgestellte spezielle Fruktifikationstypus von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius*

alliaceus bietet den Käfern beachtenswerte Voraussetzungen für eine stetige Käferansiedlung an den geeigneten agaricoiden Fruchtkörper, die letztlich bei der Realisation spezifischer Käfer-Pilz-Assoziationen gefordert sind. In einer Diskussion des Migrationspotentials, das sich an den in der Literatur vorhandenen Migrationsdaten von Fruchtfliegen (*Drosophilidae*) orientiert, wurde skizziert, daß die in den Waldgebieten ermittelte Fruktifikationsstruktur von *Megacollybia platyphylla* geeignet ist, die auf die Fruchtkörperpräsenz abgestimmten Migrationsbewegungen der Pilzkäfer zu einer erfolgreichen Basidiombesiedlung zu führen. Auf diese Weise ist eine dauerhafte Assoziation zwischen den Gyrophaenae und agaricoiden Basidiomen ermöglicht und das Überleben der Käferpopulationen in ihrem speziellen Mikrohabitat gesichert.

In der nachfolgenden Abbildung 78 ist der gesamte Lebenszyklus der mykophagen Gyrophaenae an den Basidiomen agaricoider Pilze in einer schematischen Darstellung resümiert. Die einzelnen Interaktionselemente der Käfer zu den Fruchtkörpern werden nachfolgend nochmals zusammenfassend dargelegt. Eine der elementaren Phasen der Käfer-Pilz-Interaktion ist der Anflug der Käfer auf ihre ephemeren Habitatressourcen. Im Insektenanflug entscheidet sich die Diskriminierung der Basidiome und somit letztlich die

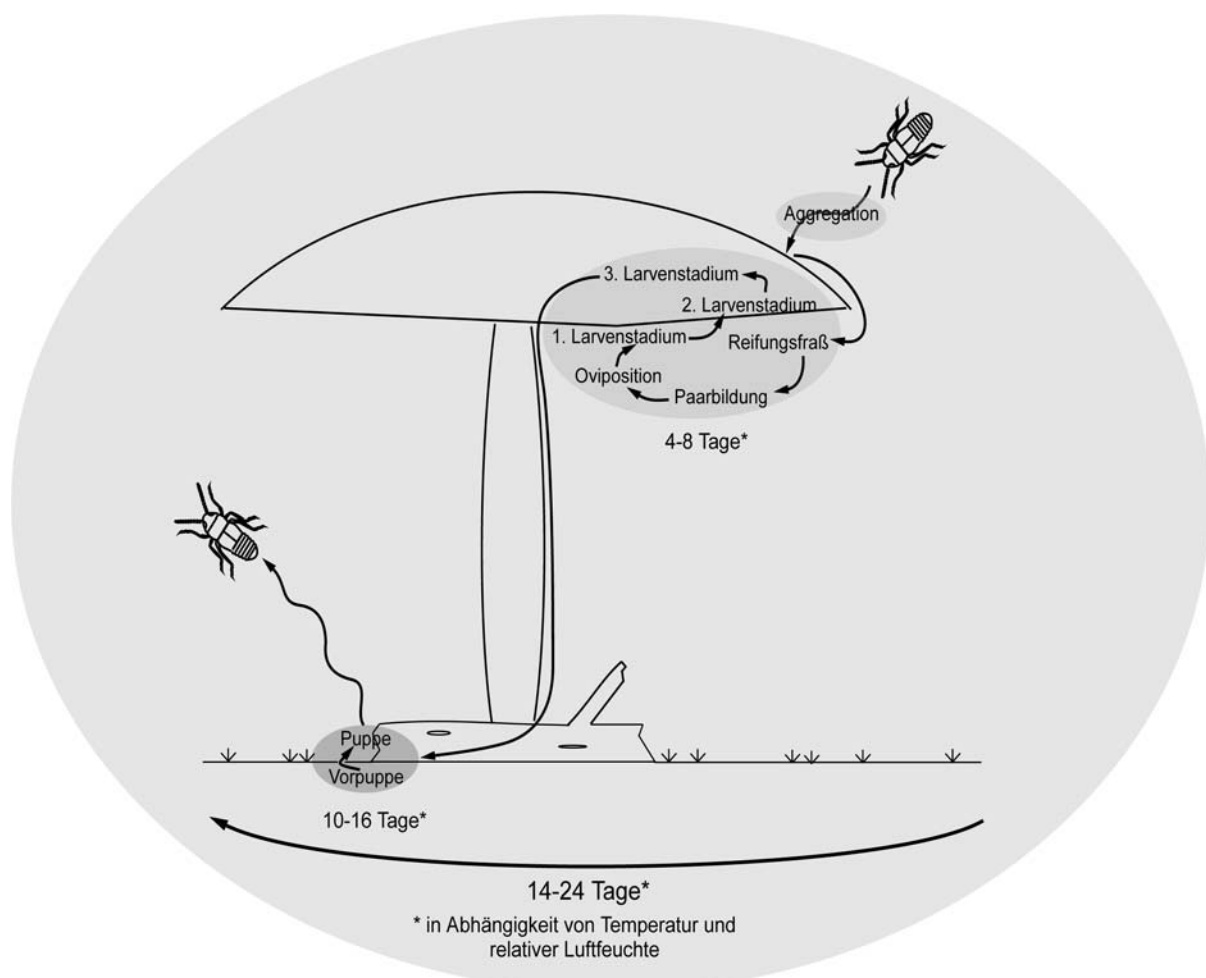


Abbildung 78: Schematische Darstellung des Lebenszyklus' der Gattung *Gyrophaena* (z.B. *G. joyioides*) an einem agaricoiden Basidiom (z.B. *Megacollybia platyphylla*).

Realisation der Assoziation. Um die im Raum und in der Zeit inhomogen fruktifizierenden agaricoiden Basidiome stetig aufzufinden, wurde bei den Gyrophaenae ein adäquates Diskriminierungspotential postuliert. Dieses Diskriminierungspotential konnte auch unter Laborbedingungen im Rahmen der Flugkäfigversuche nachgewiesen werden. Den Ergebnissen zufolge geht die Diskrimination geeigneter Habitate auf eine olfaktorische Orientierung der Käfer zurück. Es wird angenommen, daß neben de-novo synthetisierten oder aus pilzlichen Inhaltsstoffen umgesetzte Pheromone insbesondere auch die leicht flüchtigen, von den Fruchtkörpern ausgehenden Substanzen als wirkungsvolle Lockstoffe oder Repellents für die räumliche und zeitliche Diskriminierung geeigneter Fruchtkörper verantwortlich sind.

Nach dem aus den Ergebnissen der Flugkäfigversuche entwickelten Konzept, das zwischen einem Ansiedlungsfenster und einem Besiedlungsfenster trennt, wird eine frühzeitige Käferbesiedlung und somit auch eine frühzeitige Eiablage an den sporulierenden Basidiome herbeigeführt. Nur mit einer rechtzeitigen Oviposition in der frühen Sporulationsphase der Basidiome erhalten die heranwachsenden mykophagen-sporophagen Käferlarven das notwendige Zeitintervall, um ihre Larvalentwicklung ausreichend mit der Phase der Pilzsporulation zu synchronisieren. Die Untersuchung belegte eine heterogene Besiedlung der Gyrophaenae an den Pilzfruchtkörpern und es konnte aggregierendes Verhalten im Besiedlungsmuster der Gyrophaenae nachgewiesen werden. Dieses Verhaltensmuster der Aggregation wird in der Literatur als eine in verschiedener Hinsicht vorteilhafte Strategie herausgestellt: 1. Die aggregierenden Tiere können sich durch die heterogene Verteilung an den Mikrohabitaten dem Zugriff von Parasiten und Prädatoren leichter entziehen, da die Pilzkäfer durch die Aggregation keine genau kalkulierbare Ressource stellen. 2. In einer direkten Wirt-Parasiten-Beziehung beinhaltet die Aggregation der Parasiten auf einige wenige Wirte eine solide Schonung einer Grundpopulation der Wirte. 3. Die geschlechterübergreifende Aggregation ist ein bedeutendes Grundprinzip, um die Paarbildung der Geschlechter an einen zentralen Ort herbeizuführen. 4. Zu guter Letzt wird die Aggregation als wertvoller Mechanismus angesehen, um die Koexistenz von verschiedenen Arten bei der Nutzung der gleichen dispers verteilten, kurzlebigen Ressource zu sichern. Die Übertragbarkeit aller vier Grundprinzipien auf die hier behandelte Käfer-Pilz-Assoziation verdeutlicht die Wirksamkeit der vorgefundenen Aggregationsstrategie der *Gyrophaena*-Arten bei der Besiedlung der *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörper.

In seinem Nährwert ist das Plektenchym der Pilzfruchtkörper mit Pflanzenmaterial, wie Früchten und Gemüse vergleichbar (MARTIN, 1979). Durch den Proteingehalt, der insbesondere in den Basidiosporen angereichert ist, ist das Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis gegenüber einer xylophagen Ernährung wesentlich verbessert. Aufgrund der völlig anderen Zellwandbausteine ist jedoch für die mykophagen Ernährung der Insekten zur Erschließung ihrer Nahrungsressource ein eigenes Enzymbesteck gefordert. Bei den homozöen Gyrophaenae nutzen Imagines und Larven die Strukturelemente des sporulierenden Hymeniums, Basidien, Cystiden und insbesondere die proteinreichen Basidiosporen als

Nahrungsquelle. Im Zusammenhang mit dem restriktiven Fraß der Basidiosporen wurde die Möglichkeit eines Reifungsfraßes bei den Weibchen der Gyrophaenae diskutiert. Erst durch die proteinreiche Nahrungsaufnahme der Basidiosporen könnte bei den weiblichen Käfern die Reifung der Ovariolen und die Oogenese induziert werden.

Die Basidiome der Fruchtkörper werden von den Gyrophaenae als Ort der Paarbildung und Paarung genutzt. In Verteilungsanalysen wurde an den *Megacollybia platyphylla*- und *Marasmius alliaceus*-Basidiomen ein nahezu gleichverteiltes Geschlechterverhältnis festgestellt. Dieses Geschlechterverhältnis stellt eine günstige Voraussetzung für eine erfolgreiche Paarbildung und Paarung, sowohl bei geringen Individuen-, als auch bei hohen Individuenzahlen am Fruchtkörper dar. Unnötige Energieverluste durch beständige Konkurrenz um einen Geschlechtspartner werden minimiert. Das selbst bei geringen Individuenzahlen bestehende ausgeglichene Geschlechterverhältnis am Basidiom, spricht gegen eine geschlechtsspezifische Abfolge der Käferansiedlung am Pilzfruchtkörper. Freigesetzte Pheromone zur Herbeiführung der Aggregation müssen somit von beiden Geschlechtern gleichermaßen freigesetzt und detektiert werden.

Bei den Interaktionselementen der Oviposition und der Eilarvenentwicklung wurde bei den analysierten Gyrophaenae ein deutlich ausgeprägtes brutfürsorgliches Verhalten der Muttertiere festgestellt. Die beiden in dieser Studie dominierenden *Gyrophaena*-Arten, *G. joyioides* und *G. gentilis*, unterscheiden sich in ihren Strategien der Brutfürsorge erheblich. Während *G. joyioides* zur Entwicklung ihrer Eilarven die extrem austrocknungsempfindlichen Eistadien in Gelegen von meist vier bis sechs, undifferenzierten Eiern am Boden der Lamellenfächer ablegt und schützend mit Strukturelementen des Hymeniums abdeckt, wurde bei *G. gentilis* die Brutfürsorgestrategie der Ovoviviparie nachgewiesen. Das empfindliche Eilarvenstadium reift bei *G. gentilis* somit geschützt im Muttertier heran. Vom weiterhin uneingeschränkt flugfähigen Muttertier können die Eier mit den schlupffähigen Eilarven direkt an solche Basidiome verbracht werden, die sich in einem optimalen Zustand für die weitere Larvenentwicklung befinden. Ein unnötiger Zeitverlust in der Synchronisation zwischen der Entwicklung der Larven und der Pilzsporulation, der unvermeidlich eintritt, wenn das Heranreifen der Eilarven am Basidiom erfolgt, wird vermieden. In Aufzuchtversuchen wurde die Abhängigkeit der Zeitdauer der Eilarvenentwicklung von der Temperatur dargestellt. Bei einer Temperatur von 16°C war bei *G. joyioides* die Entwicklung vom undifferenzierten Ei bis zur schlüpfenden Eilarve in ein bis zwei Tagen abgeschlossen. Bei tieferen Temperaturen (6°C) war die Eilarvenentwicklung deutlich verzögert. Höhere Temperaturen (22°C) beschleunigten zunächst die Reifung der Eilarven, infolge eines unter dieser Temperaturbedingung zunehmenden Infektionsdruckes durch Mikroorganismen verringerte sich letztlich jedoch die Überlebensrate der sich entwickelnden Eilarven. Die Eier werden auch bei hoher Individuendichte der Imagines am Basidiom bei *G. joyioides* in Gelegen und bei *G. gentilis* nach WHITE (1977) einzeln, jedoch immer verstreut über den gesamten Fruchtkörperhut in den Lamellenfächern verteilt. Lokale Anhäufungen von Eiern in einem Lamellenfach werden so weitgehend vermieden. Zusammen mit der bei den Larvenstadien

ausgebildeten Ortstreue zum angestammten Lamellenfach liegt hier ein Schlüsselement zur Vermeidung intra- und interspezifischer Nahrungskonkurrenz zwischen den Käferlarven.

Die drei mykophagen Larvenstadien, die in der Postembryonalentwicklung ausgebildet werden, erwiesen sich in den Aufzuchtversuchen als sehr anfällig gegenüber Austrocknung und der Einwirkung von Faulstoffen. Der gesamte Zyklus der Larvalentwicklung dauert durchschnittlich zwischen 4,4 Tagen und acht Tagen (*G. joyioides* bei 16°C). Zoophage, größenvergleichbare Staphylinidenarten der Laubstreu (z.B. *Tachinus rufipes*) benötigen unter vergleichbaren Bedingungen eine wesentlich längere Zeit für ihre Larvalentwicklung (siehe LIPKOW, 1966). Die rasche Larvenentwicklung belegt den hohen Anpassungsmechanismus der Gyrophaenae an die kurze Verfügbarkeit ihrer Habitat- und Nahrungsressource und ist das Schlüsselement, um die geforderte Synchronisation zwischen der Phase der optimalen Pilzsporulation und der Larvalentwicklung herbeizuführen. Für die schnelle Entwicklung der Eilarve wurde der auffallend hohe Index zwischen der Eigröße und der Größe des Muttertieres herausgestellt. Dieser hohe Größenindex der Eier läßt jedoch gleichzeitig auf eine geringe Reproduktionsrate der Weibchen schließen. Die bezeichnende Empfindlichkeit der Larvenstadien gegenüber Austrocknung und Faulstoffen charakterisiert den hohen Anpassungsdruck der Käfer auf Mikrohabitate mit stabilem Umfeld, ohne Fäulnis und mit hoher Luftfeuchte. Die zwingende Notwendigkeit der adulten Käfer, für die Aufzucht der Nachkommenschaft gut wasserversorgte, nicht austrocknungsgefährdete und keinesfalls faulende Fruchtkörper agaricoider Pilze zu besiedeln, wird hier offenbar. Eine Trennung zwischen Brutpilz und Standpilz, wie sie von SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) für die Gyrophaenae vorgeschlagen wurde, wird hier auf der Grundlage des Befundes abgelehnt, daß auch an Fruchtkörpern mit ausgesprochen geringer Besiedlungskonstanz der *Gyrophaena*-Arten (z.B. *Amanita rubescens*, *Hypholoma* spp.) Larven dieser Käfergattung nachzuweisen waren. Eine Klassifizierung in verschiedene Kategorien, die Besiedlungsstrukturen (Individuenzahl, Besiedlungskonstanz, Larvenaufzucht) der Gyrophaenae nachzeichnet, erscheint hier sinnvoller. Zusammengenommen zeigt dieser letzte Punkt, daß das bisherige Verfahren, lediglich die Positivfunde von Käfern an den Basidiomen aufzuführen, für weiterführende Interpretationen problematisch ist. Eine Erhebung von exakteren Besiedlungsdaten, die nicht nur auch die Negativfunde, sondern auch die näheren äußeren Umstände bei den Fruchtkörperaufsammlungen berücksichtigen, ist notwendig, um einen genaueren Einblick in das komplexe Interaktionssystem zwischen Insekten und Pilzfruchtkörpern zu gewinnen.

Im Freiland wurden keine Puppenstadien in Fruchtkörpern nachgewiesen. Die in der Larvalentwicklung ortstreuen und sich außer bei Störungen insgesamt nur wenig in den angestammten Lamellenfächern bewegendes Käferlarven verlassen im dritten Larvalstadium den Fruchtkörper (siehe auch ASHE, 1984a, 1986). Die Puppenphase mit dem Vorpuppen- und Puppenstadium wird im Boden oder in anderen Substratnischen durchgeführt (ASHE, 1984a, 1986). Die Puppenstadien entziehen sich in dieser Weise schädigenden Einflüssen, die bei der nachfolgenden Zersetzung der Basidiome durch Faulstoffbildung und aufkommenden Mikroorganismenbefall entstehen. Die Puppenruhe von *G. joyioides* dauert in

Abhängigkeit von Temperatur und relativer Luftfeuchte bis 16 Tage. Der gesamte temperaturabhängige Entwicklungszyklus von *Gyrophæna* spp. verläuft am Beispiel von *G. joyioides* bei einer Temperatur von 16°C in einem Zeitraum von 14 bis 24 Tagen. Die Entwicklungsphase der Larven, in der die Käfer entscheidend auf die Basidiome der agaricoiden Pilze angewiesen sind, vollzieht sich jedoch temperaturabhängig innerhalb von lediglich vier bis acht Tagen.

Innerhalb der Beziehungen der Käfer zu den Basidiomen agaricoider Pilze existieren aufgrund der Befunde über Besiedlungskonstanz und über die Dominanzverhältnisse der Käfer am Basidiom spezifische Käfer-Pilz-Assoziationen. Mit der *Gyrophæna* spp.-*Megacollybia platyphylla* / *Marasmius alliaceus*-Assoziation wurden in dieser Studie zwei dieser spezifischen Bisysteme eingehend beleuchtet. Die *Gyrophænae* nutzen in dieser Assoziation die ephemeren und schwer kalkulierbare Ressource der agaricoiden Basidiome nicht nur als Habitatressource oder Nahrungsquelle. Die Pilzkäfer dieser Gattung haben sich soweit auf ihre Habitatressource abgestimmt, daß sie ihren Lebenszyklus an den kurzlebigen, rasch veränderlichen und diskontinuierlich auftretenden Mikrohabitaten vollziehen. Neben dem speziellen Fruktifikationstypus von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* wurde in dieser Studie von Seiten der Käfer eine Anzahl von verschiedenen Anpassungsmechanismen herausgestellt, die dazu beitragen, das Überleben der Käferarten in ihrer speziellen Nische dauerhaft und effektiv zu sichern und die spezifischen Käfer-Pilz-Interaktionssysteme zu etablieren.

4.8 Strategien zur Besiedlung von nicht kalkulierbaren ephemeren Habitaten: ein Metapopulationskonzept für die Assoziation zwischen myzetobionten Pilzkäfern und agaricoiden Pilzen

Obwohl in den vorangehenden Punkten bereits einige Mechanismen aufgedeckt wurden, die das Interaktionssystem zwischen den Pilzkäfern und den agaricoiden Pilzen stützen und für dessen Etablierung als notwendig erachtet wurden, soll den Mechanismen der Interaktion in diesem Punkt anhand ökologischer Modellbildung nochmal nachgegangen werden. Es wird geprüft, ob sich in einem Metapopulationskonzept, das auf der Datengrundlage dieser Studie basiert, weitere Antworten auf die Frage finden lassen, welche Strategien im Populationsaufbau den spezialisierten Pilzkäfer zur Seite stehen, um eine beständige und rasche Besiedlung der kurzlebigen und diskontinuierlichen Ressource der agaricoiden Pilzfruchtkörper innerhalb der distinkten Fruktifikationsintervalle zu gewährleisten.

Die Reproduktionsrate der weiblichen *Gyrophænae* kann aufgrund ihrer hervorgebrachten Eigößen als gering eingeschätzt werden. Durch den temperaturabhängigen, 14 bis 24 tägigen Entwicklungsprozeß besitzt auch die Nachkommenschaft nicht unmittelbar die Dynamik, um sich innerhalb der distinkten Fruktifikationsperioden mit mehreren aufeinanderfolgenden Generationszyklen an den Habitatressourcen der agaricoiden

Basidiome explosionsartig zu etablieren. Nach dieser Einschätzung fehlen somit wesentliche ökologische Parameter der r-Selektion, die eigentlich bei der Besiedlung von instabilen Ökosystemen, die hier durch die agaricoiden Basidiome repräsentiert werden, zu erwarten sind (siehe hierzu z.B. KRATOCHWIL & SCHWABE, 2001). Nachfolgend wird nun eine Metapopulationskonzept modelliert, das aus der Populationsstruktur der Gyrophaenae ein Fundament für die effiziente Besiedlung der agaricoiden Basidiome ableitet. Die Ausgangspunkte für das in Abbildung 79 entworfene Metapopulationskonzept integriert die in Punkt 4.7.2.1.2 diskutierte Mobilität der Gyrophaenae, die Besiedlungsmuster der Gyrophaenae an den Pilzfruchtkörpern und den unter Punkt 4.1.5 in Abbildung 69 vorgestellten *Megacollybia platyphylla*-Fruchtifikationsstypus.

Die Käfer bilden an den einzelnen Basidiomen eines Fruchtkörperclusters eigenständige Subpopulationen mit entsprechender Nachkommenschaft aus. Zur Vereinfachung der Struktur des in Abbildung 79 skizzierten Metapopulationskonzepts wird jedoch hier ein gesamtes Fruchtkörpercluster als eigenständige Subpopulation betrachtet. In der Insekten-Pilz-Interaktion etablieren sich schon in dem Kleinareal eines Fruchtkörperclusters verschiedene zeitlimitierte Subpopulationen, die wiederum untereinander in Abfolge des Fruktifikationsverlaufes der hier auftretenden Pilzfruchtkörper im Individuenaustausch stehen. Innerhalb eines distinkten Fruktifikationsintervalls der Pilze kann nun über eine „source-sink“-Struktur die Voraussetzung für die rasche Etablierung neuer Teilpopulationen geschaffen werden: Von einer „Quell“-Population ausgehend entstehen durch einseitigen Individuenaustausch zu den peripher liegenden Fruchtkörperclustern separierte Teilpopulationen der Pilzkäfer. Durch die im nachfolgenden distinkten Fruktifikationsintervall erneut aufkommende Ab- und Zuwanderungen ist eine beständige Durchmischung des Genoms in den einzelnen Subpopulationen gewährleistet. Im Rahmen dieses Konzeptes erlangen nun bestimmte Fruchtkörpercluster mit günstigen Arealeigenschaften und einer damit zusammenhängenden hoher Fruchtkörperproduktion und Fruchtkörperstetigkeit eine maßgebliche Bedeutung. Es kann davon ausgegangen werden, daß sich in diesen speziellen Fruchtkörperclustern infolge der günstigen Eigenschaften individuenreiche Teilpopulationen der Pilzkäfer etablieren. Derartige Teilpopulationen bilden nun die lokalen Quellressourcen der Pilzkäfer, von denen ausgehend zeitlich und räumlich eher diskontinuierlich entstehende Fruchtkörpercluster effektiv besiedelt werden können. Bei vorhandener Emigration der Pilzkäfer verkleinert sich die Teilpopulation, jedoch aufgrund der hohen Attraktivität der lokalen „Quell“-Fruchtkörpercluster werden diese in nachfolgenden Fruktifikationsintervallen von immigrierenden Pilzkäfern wieder aufgefüllt. Somit kommt es zu einer neuen Durchmischung des Genoms dieser Teilpopulation. Eine sich allmählich, aufgrund einseitiger Abwanderung ausdünnende „Quell“-Population kann so durch die in den nachfolgenden Fruktifikationsintervallen erfolgende Immigration von Imagines beständig ein hohes Populationsniveau halten und dadurch die „Quell“-Funktion dauerhaft übernehmen.

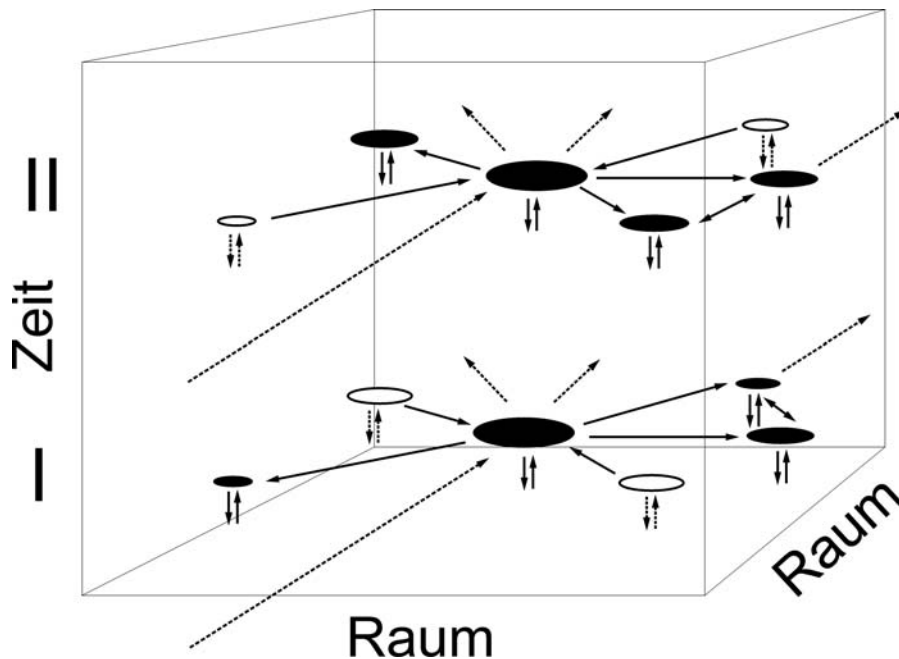


Abbildung 79: Metapopulationskonzept für die Interaktionssysteme zwischen *Gyrophæna* spp. mit den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Gefüllte Kreisflächen verweisen auf ein Fruchtkörpercluster, das im Fruktifikationsintervall Basidiome ausbildet. Leere Kreisflächen verweisen auf eine ausbleibende Fruktifikation im Fruchtkörpercluster im Fruktifikationsintervall. Die Pfeile kennzeichnen einen Individuenaustausch zwischen den jeweiligen Fruchtkörperclustern. Die Parallelpfeile (gestrichelt und durchgezogen) verweisen auf dormante oder überlebende Käferpuppen. Diese bilden eine mögliche Reserve, von der ausgehend in nachfolgenden Fruktifikationsintervallen die im Fruchtkörpercluster aufkommenden Basidiome autochthon besiedelt werden können. Gestrichelte Pfeile bezeichnen die Emigrations- und Immigrationsbewegungen adulter Käfer aus entfernt liegenden Habitatquellen. Weitere Erläuterungen sind dem Text zu entnehmen. I; II: distinkte Fruktifikationsintervalle.

Übertrifft eine Fruktifikationsperiode die Zyklusdauer der embryonalen und postembryonalen Entwicklung oder folgen zwei Fruktifikationsperioden kurz nacheinander, so können sich insbesondere in den Fruchtkörperclustern mit hoher und aufeinanderfolgender Basidiomproduktion individuenreiche Subpopulationen entwickeln, in denen sich nun Imagines verschiedener Generationen mischen. Das im Freiland bei auffallend hohen Individuenzahlen am Basidiom beobachtete Auftreten von immaturren Käfern zwischen vollständig ausgefärbten *Gyrophæna*-Imagines, das auch von RUSCH (1990) und SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) berichtet wird, jedoch von den Autoren fälschlicherweise auf eine autochthone explosive Vermehrung am selben Basidiom zurückgeführt wurde (siehe hierzu auch Punkt 4.2.1.2.3.1), bestätigt die Vermischung verschiedener Käfergenerationen an einem Fruchtkörper. Dormante und überlebende Käferpuppen aus vorangehenden Fruktifikationsintervallen können zudem einen Grundstock bilden, um Subpopulationen frühzeitig in den einzelnen Fruchtkörperclustern zu etablieren. Wird dieser Grundstock nicht durch eine Immigration adulter *Gyrophænae* in späteren Fruktifikationsintervallen aufgefüllt, unterliegen die separierten Subpopulationen in Fruchtkörperclustern mit niedriger und unstetiger Pilzfruktifikation jedoch einem hohen Extinktionsdruck.

Durch das Miteinbeziehen des Zeitparameters wird das zweidimensionale „source-sink“-Metapopulationskonzept in ein dreidimensionales Modell überführt. Der sich bei den distinkten Fruktifikationsintervallen einstellende, einseitige Individuenaustausch, der letztlich in eine Extinktion der „Quell“-Populationen münden würde, kann nun in einem zeitlich nachfolgenden Fruktifikationsintervall durch eine rückwirkende Sogwirkung ausgeglichen werden. Es entsteht das in Abbildung 79 skizzierte Metapopulationskonzept, das eine Vermittlerstellung zwischen dem „source-sink“- und dem „core-satellite“-Modell einnimmt und sich durch einen zeitbestimmten wechselseitigen Individuenaustausch zwischen den separierten, unterschiedlich großen Subpopulationen charakterisiert.

Übertragen auf natürliche Verhältnisse im Waldgebiet Schönbuche stellen die *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpercluster 1, 4 und 7 aufgrund ihrer hohen Fruchtkörperproduktion, ihrer Fruktifikationsstetigkeit und ihrer Arealstruktur kleinräumige Attraktionszentren dar, in denen sich „Quell“-Populationen der Gyrophaenae dauerhaft etablieren. Die weiteren Fruchtkörpercluster bilden hingegen infolge ihrer diskontinuierlichen Pilzfruktifikation eine Peripherie mit Habitat-„Senken“, die durch Immigration aus den „Quell“-Populationen der Pilzkäfer besiedelt werden. In nachfolgenden Fruktifikationsphasen, in denen in den peripheren Fruchtkörperclustern eine Pilzfruktifikation ausbleibt, jedoch andernorts und in den Attraktionszentren wiederum Fruchtkörper gebildet werden, können die vor Ort schlüpfenden Imagines die neuen Habitatressourcen durch Emigration besiedeln und hierdurch auch die „Quell“-Populationen wieder mit adulten Käfer bereichern. Die Synchronisationsfunktion für die Pilzfruktifikation, den Schlupf der Imagines und die Migration mögen Substrat- und Umgebungsfeuchte und die Außentemperatur übernehmen. Nahe beieinanderliegende Fruktifikationscluster bilden dabei, aufgrund der geringen zu überwindenden Migrationsdistanzen, lokale Zentren mit einem hohen Potential für einen intensiven Individuenaustausch. Insbesondere, wenn diese Fruchtkörpercluster „Quell“-Populationen enthalten, ist die Basis für eine hohe Populationsdynamik gegeben. Andernfalls unterliegen die Teilpopulationen durch die diskontinuierliche Ressourcenverfügbarkeit, die eine nur ungleichmäßige Populationsstruktur bedingt, einem erhöhten Extinktionsdruck. Im Waldgebiet Schönbuche bilden die Fruchtkörpercluster 4, 6, 7 und 8, oder 5, 6, 7 und 8 derartige lokale Zentren mit zentralen „Quell“-Populationen. Die Fruchtkörpercluster 4 und 7 stellen mit ihrer Ressourcenverfügbarkeit und ihren Arealeigenschaften die Grundvoraussetzungen für die Entwicklung von dauerhaften „Quell“-Populationen, während die weiteren Cluster die unstetige, aber notwendige Peripherie von besiedlungsfähigen Habitatressourcen bieten. Mit der gemeinsamen Lage auf einer Kreisfläche mit einem Durchmesser von lediglich 50 Metern sind die Voraussetzungen für einen intensiven Individuenaustausch der Pilzkäfer zwischen den jeweiligen Subpopulationen innerhalb und zwischen den Fruktifikationsintervallen bei insgesamt geringen zurückzulegenden Migrationsstrecken gegeben.

Die Struktur des skizzierten Metapopulationskonzepts, das eine für die spezifische Käfer-Pilz-Assoziation notwendige rasche und beständige Basidiombesiedlung durch die Gyrophaenae realisiert, gründet sich auf entscheidenden Grundannahmen. Die „Quell“-

Populationen, die sich in den kleinräumigen Attraktionszentren bestimmter Fruchtkörpercluster entwickeln, stellen den erforderlichen Rückhalt an Käferindividuen. Mit der zeitlichen Aufeinanderfolge der Fruktifikationsintervalle ist der durch Emigration verursachte Individuenverlust in den „Quell“-Populationen durch einen zeitversetzten Attraktionssog in die entsprechenden Fruchtkörpercluster auszugleichen. Die im Waldareal dispers verstreuten Fruchtkörpercluster ermöglichen durch Immigration aus den „Quell“-Populationen und anhand ortseigener überliegender Käferpuppen eine beständige, in Zeit und Raum variierende Etablierung neuer Subpopulationen mit differenzierten Überlebensraten. Die Migrations- und Orientierungsfähigkeit (siehe hierzu Punkte 4.7.2.1.2 und 4.7.2.1.3) sind letztlich die Grundlagen für den im Metapopulationskonzept beschriebenen Individuenaustausch der Gyrophaenae in den einzelnen Subpopulationen.

4.9 Basidiombesiedelnde Insekten als Pilzsporenvektoren

Bislang wurde der Insekten-Pilz-Interaktion von Seiten der Insekten nachgegangen und es kann eine für die Pilzkäfer deutlich nutzbringende Beziehungen zu den Basidiomen agaricoider Pilze festgehalten werden. Zur umfassenden ökologischen Charakterisierung des Bisystems zwischen Insekten und agaricoiden Basidiomen gilt es nun zu überprüfen, ob auch eine rückwärtsgewandte Beziehung von den Basidiomen zu den Insekten besteht und auch die Pilze aus der Insektenbesiedlung ihrer Basidiome einen Nutzen ziehen können.

Um dieser Frage nachzugehen, wird eine Aussage von BENICK (1952) aufgegriffen. Der Autor nimmt an, daß die basidiombesiedelnden Insekten einen Beitrag bei der Sporenausbreitung leisten. Obwohl diese Aussage bereits 50 Jahren zurückliegt, ist sie bislang für die agaricoiden Pilze nicht eingehender überprüft worden. In anderen Insekten-Pilz-Assoziationen, so den Scolytidae-Pilz-Interaktionssystemen, hingegen steht die Rolle der Insekten bei der Ausbreitung der Pilze außer Frage (z.B. HSIAU & HARRINGTON, 1997; MOSER *et al.* 1995). Die schon frühzeitig erfolgte Entdeckung spezieller, als „Mycangien“ bezeichneten Körperstrukturen, in denen die Insekten das Inokulum der ihnen als Nahrung dienenden Pilze zur Ausbreitung schützend aufnehmen (z.B. BERRYMAN, 1989; FRANCKE-GROSMANN, 1956), betont die wechselseitige Beziehung zwischen Insekten und Pilz innerhalb dieser Assoziation. Um der Frage nachzugehen, ob vergleichbare Muster auch in den Assoziationen zwischen Insekten und agaricoiden Basidiomen auftreten, wurde das Artenspektrum der mit Insekten assoziierten agaricoiden Pilze neben den in der vorliegenden Studie vornehmlich untersuchten Arten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* auf das Forstpathogen *Armillaria mellea* agg. und auf die Baumparasiten *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* ausgedehnt. Von Seiten der Insekten wurden zur Untersuchung der Fragestellung überwiegend Käferarten, zum Teil aber auch Individuen aus der Ordnung der Diptera herangezogen. Neben allgemeinen Erkenntnissen über das Ausbreitungspotential von Pilzsporen durch basidiombesiedelnde Insekten wurde für eine erschöpfende ökologische Charakterisierung eine spezielle Beurteilung der sporenverfrachtenden

Vektorenfunktion der Pilzkäfer innerhalb der spezifischen *Gyrophæna-Megacollybia platyphylla*- beziehungsweise *Marasmius alliaceus*-Assoziation angestrebt.

Ohne nähere Art- und funktionelle Spezifikationen zeigte HENNEBERG (1996) anhand rasterelektronenmikroskopischer Untersuchungen, daß basidiombesiedelnden Insekten Sporen der von ihnen besiedelten agaricoiden Basidiome am Exoskelett anhaften, so daß die Insekten das Grundpotential besitzen, die Sporen agaricoider Pilze im Raum auszubreiten. Die Ergebnisse der Untersuchung von HENNEBERG (1996) lassen sich in drei Punkten zusammenfassen und näher spezifizieren: (1) Am Exoskelett basidiombesiedelnder Insekten sind in Bereichen mit auffälligen Trichomstrukturen, starker Körperbehaarung, Oberflächenvertiefungen oder an Orten, die mit dem Putzverhalten der Insekten zusammenhängen, Sporen agaricoider Pilze nachzuweisen. (2) Die am Exoskelett anhaftenden Pilzsporen liegen nicht einzeln, sondern größtenteils in geklumpten Sporenpaketen vor. (3) In einem Schleimbett eingebundene Pilzsporen haften dem Insektenintegument besonders fest an. Aus diesem Grund sind Insekten, die faulende agaricoide Basidiome besiedeln, zumeist auffallend konzentrierter mit den Sporen der von ihnen besuchten Fruchtkörper beladen. Diese rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen legen die potentielle Möglichkeit einer exoskelettalen Basidiosporenausbreitung dar.

Zur Gewinnung detaillierterer Angaben über die Sporenmengen und die Artherkunft der Sporen wurden in dieser Studie in Laborexperimenten unter Anwendung der im Punkt 2.9 und in Abbildung 17 dargelegten Methoden die am Insektenintegument angelagerten Pilzsporen abgespült und analysiert. Die Sporenabspülung mit anschließender Kultivierung der Sporensuspensionen ermöglicht einen ersten Einblick in das Pilzartenspektrum, das den basidiombesiedelnden Insekten anhaftet und von ihnen ausgebreitet werden kann. Zunächst werden die Ergebnisse aus dem Untersuchungsansatz der zweiminütigen Sporenauszählungen näher betrachtet. Anschließend werden die Ergebnisse der Kulturversuche im Hinblick auf die auftretenden Myzelien der Wirtspilze und hinsichtlich des Gesamtspektrums der Pilzarten diskutiert. Abschließend wird dann das Potential einer intestinalen Sporenausbreitung durch die fruchtkörperbesiedelnden Insekten aufgegriffen und näher beleuchtet.

4.9.1 Auszählung der Wirtspilzsporen nach Sporenabspülung

Um das Potential der insektenvermittelten Basidiosporenverfrachtung durch fruchtkörperbesiedelnde Insekten zu erkunden, wird in diesem Punkt in einem artvergleichenden Aspekt der Frage nachgegangen welche Basidiosporenmengen von den Insekten verfrachtet werden können. Ein Vergleich der Ergebnisse der Sporenauszählungen (siehe Tabelle 57 bis 60) stellt verschiedene Gesichtspunkte heraus. Bei den sich an den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern ansiedelnden Insekten waren in den untersuchten Abspüllösungen insgesamt keine oder lediglich verschwindend geringe Basidiosporenanzahlen von *Megacollybia platyphylla* vorzufinden. Auch die spezifisch an *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen siedelnden Staphylinidenarten *G. joyioides*, *G. gentilis*

und *O. alternans* wiesen durchschnittlich weniger als eine *Megacollybia platyphylla*-Spore in der Abspüllösung auf. Die Abspülung erbrachte somit keinen Hinweis darauf, daß diese spezifisch an den *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern lebenden Staphylinidenarten bei der Ausbreitung der Basidiosporen dieser Pilzart eine Vektorfunktion erfüllen. Im Zeitraum der Optimalphase, wenn sich die Gyrophaenae und *O. alternans* zum Teil in großen Zahlen an den Basidiomen sammeln, verfangen sich offenkundig weit weniger der trockenen Basidiosporen zwischen der Körperbehaarung der Käfer als ursprünglich erwartet wurde.

Ein anderes Bild skizziert sich bei den Auszählungen der Wirtspilzsporen aus den Abspüllösungen von Insekten, die an den Basidiomen von *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* oder *Pholiota squarrosa* vorkamen. Hier wird die heterogene Verteilung der in den Abspüllösungen vorgefundenen Basidiosporen offenkundig. Die Durchschnittswerte der ermittelten Sporenzahlen machen nicht nur die zwischen den einzelnen Insektenarten beziehungsweise Artengruppen auftretenden Schwankungen in den Sporenzahlen deutlich. Vielmehr wurden bei der gleichen Insektenart in den verschiedenen Einzeluntersuchungen elementare Unterschiede in den Basidiosporenzahlen festgestellt. Es kann jedoch festgehalten werden, daß innerhalb der art- beziehungsweise gruppenspezifischen Abspüluntersuchungen einzelne Sporenauszählungen vorlagen, die außerordentlich viele Wirtspilzsporen enthielten. Da der genaue Wert im gesetzten Auszählzeitraum nicht erfaßt werden konnte, wurde in diesen Fällen ein Mittelwert von 300 Basidiosporen notiert.

Die Ergebnisse der Untersuchung der Basidiosporenanzahlen in den Abspüllösungen werfen zwei Fragen auf: Welche Gründe lassen sich für die verschwindend geringen Basidiosporenzahlen bei den Insektenabspülungen der an *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen lebenden Käferarten anführen? Wie ist die Heterogenität in den Basidiosporenzahlen bei den an Basidiomen von *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* lebenden Insekten erklärbar?

Die nicht nur zwischen den Pilzarten divergierenden Ergebnisse bei den aus Insektenabspülungen gewonnenen Basidiosporenzahlen dokumentieren eine ungleichmäßige Sporenbeladung bei den basidiombesiedelnden Insekten. Die von BENICK (1952) formulierte Aussage, basidiombesiedelnde Insekten tragen zur Ausbreitung der Sporen ihrer Wirtspilz bei, ist somit nicht allgemeingültig haltbar. Da stark abweichende Anzahlen der in der Abspüllösung vorgefundenen Basidiosporen auch innerartlich auftreten, ist der ausschlaggebende Grund für die unterschiedlichen Sporenanzahlen nicht bei den Insektenarten zu suchen. Vielmehr scheinen manche Basidiome eher dazu geeignet, um basidiombesiedelnden Insekten eine Vektorfunktion bei der Ausbreitung der Basidiosporen zuteil werden zu lassen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß insbesondere Sporen, die in einem Schleimbett eingelagert sind, dem Exoskelett der Insekten gut anhaften. Vor diesem Hintergrund gewinnt die Art des Basidiomverfalls und der Zeitpunkt der Basidiombesiedlung durch die Insekten an Bedeutung. Haben die Fruchtkörper von *Armillaria mellea* agg. und *Pholiota* spp. die Optimalphase überschritten, so vergehen ihre Basidiome in einem ausgeprägt schleimigen Verfall, der sich unter feuchten Witterungsbedingungen zusätzlich verstärkt. In der Zerfallsphase befindet sich noch ein massiver Basidiosporenvorrat im

Hymenium und an den sich zersetzenden Fruchtkörpern. SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) heben bei agaricoiden Basidiomen die Zersetzungsphase der Fruchtkörper als ein die Insektenbesiedlung verstärkendes Element heraus. Die Anzahl der Käfer und ihre Artendiversität sind in dieser Entwicklungsphase besonders ausgeprägt. Die Autoren typisieren diese Phase der sich faulend zersetzenden Fruchtkörper mit einem eigenen käfersoziologischen Begriff, der *Atheta*-Phase.

Nach diesen Vorbemerkungen wird es einsichtig, daß die Anzahl von sapro-, myko- und zoophagen Insekten, die sich an den faulig verschleimenden Fruchtkörpern einfinden, deren Hymenium noch reich mit Basidiosporen beladen ist, das Potential einer vektoriellen Sporenausbreitung besitzen. Dieser Zusammenhang zwischen den altersfaul verschleimenden Basidiomen und einer sich an derartigen Fruchtkörpern einstellenden Insektenfauna bietet jedoch auch eine Erklärung für die fehlende vektorielle Sporenausbreitung durch die basidiombesiedelnden Insekten bei *Megacollybia platyphylla*. Es wurde bereits herausgestellt, daß im Gegensatz zu den Fruchtkörpern von *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* an den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* eine extreme Fäulnis unterbleibt. SCHEERPELTZ und HÖFLER (1948) betonten dabei sogar explizit das weitgehende Ausbleiben von Fäulnis und beschreiben die Neigung der Fruchtkörper dieser Pilzart, im Alterungsprozeß allmählich auszutrocknen als arttypisierend. Diese Eigenart wurde aufgrund der starken Empfindlichkeit der Imagines und Larvalstadien gegenüber Faulstoffen als ausschlaggebendes Element für die spezifische *Gyrophæna*-Besiedlung angeführt. Das weitgehende Ausbleiben einer verschleimenden Fäulnis bei den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* liefert jedoch auch eine Erklärung für die durchweg geringen Basidiosporenzahlen, welche die Abspülungen der an den Basidiomen dieser Pilzart siedelnden Insekten erbrachten. Ohne die charakteristische Fruchtkörperfäulnis sind bei der Pilzart offenkundig zwei wichtige, sich wechselseitig beeinflussende Bedingungen für eine insektenvermittelte Sporenausbreitung nicht erfüllt. Es fehlen die in eine Schleimmatrix eingebetteten Basidiosporenmengen und auch die für faulende Basidiome charakteristische Insektenfauna tritt hier fast nicht in Erscheinung.

4.9.2 Das Keimungspotential der durch die basidiombesiedelnden Insekten ausgebreiteten Pilzsporen

Eine Hauptschwierigkeit bei der Einschätzung des Potentials der vektoriellen Basidiosporenausbreitung durch fruchtkörperbesiedelnde Insekten ist eine genaue Diagnose der Keimfähigkeit der verschleppten Sporen. Verschiedene Untersuchungen verdeutlichen die Problematik der in-vitro untersuchten Sporenkeimung. So führen FRIES (1978) und BJURMAN (1984) an, daß durch das Autoklavieren im Agar eine organische Säure entsteht, die bei Mykorrhizapilzen eine Sporenkeimung unterdrückt. Vielfach wurde im Laborexperiment erst mit Hilfe speziell manipulierter Kultivierungsverfahren und Kulturmedien (BANERJEE & SUNDBERG, 1993, SPAINE & KANEKO, 1993), nach der Verabreichung von Zusatzstoffen (FRENCH, 1992; FRIES, 1960; SUSSMAN *et al.*, 1959) oder durch das gleichzeitige Behandeln mit arteigenen oder artfremden Pilzkulturen (FRIES, 1941, 1960,

1977, 1983) beziehungsweise nach Beigabe von mykorrhizafähigen Pflanzensämlingen (STACK *et al.*, 1975) eine verbesserte Sporenkeimung der untersuchten Pilzarten erzielt. Wechselwirkungen der Fungistasis, keimungshemmende Wirkung von Substanzen, die im Kulturmedium vorliegen oder die von bereits auf den Platten etablierten Kulturen in die Umgebungsfläche ausgeschieden werden und die Problematik einer exakten Differenzierung zwischen ruhenden und abgestorbenen Sporen erschweren im Kulturversuch zusätzlich die Beurteilung einer realen Sporenkeimungsrate. Auch die Zeitdauer der Keimfähigkeit von Basidiosporen ist ein kaum erforschtes Gebiet. FRIES (1941) führt für Sporen von *Lycoperdon* und *Scleroderma* eine im trockenen Zustand beibehaltene Keimfähigkeit von sieben bis 22 Monaten an. Für die Keimfähigkeit der Basidiosporen von Pilzarten der Gattung *Boletus* und *Tricholoma* erwartet der Autor jedoch bedeutend kürzere Zeitabschnitte. Die Methodik der im Rahmen der vorliegenden Studie vorgenommenen Ausplattierungsversuche, in der sich auf den aMA-Kulturplatten Mischkulturen der verschiedenen Pilzmyzelien etablieren, liegt genau in diesem aufgezeigten Spannungsfeld der schwierigen in-vitro-Ermittlung der Basidiosporenkeimung. Mit diesem Versuchsansatz können qualitative Aspekte über die Möglichkeit einer Sporenkeimung insektenverschleppter Pilzsporen, jedoch keine quantitativen Analysen vorgenommen werden. Der hier genutzte Versuchsansatz ermöglicht jedoch zudem Einblicke in das Pilzartenspektrum, das von den basidiombesiedelnden Insekten potentiell verfrachtet werden kann.

Nach den Ergebnissen der Sporenauszählung der von *Megacollybia platyphylla* stammenden Insektenabspülungen war keine Ausbildung von *Megacollybia platyphylla*-Myzelien auf den mit Antibiotika versetzten Malzagar-Platten (aMA-Platten) zu erwarten. Das Ausbleiben von *Megacollybia platyphylla*-Myzelien bestätigte diese Erwartung. Die vollständige Abwesenheit von Pilzmyzelien auf 37,5% der aMA-Platten pointiert eine insgesamt geringe Anlage bei den untersuchten Insektenarten in der Funktion einer vektoriellen Inokulumverfrachtung.

Bei *Marasmius alliaceus* entfiel die Auszählung der Sporen in den Abspüllösungen. Die im Ausplattierungsverfahren erzielten Ergebnisse zeigen jedoch mit dem Ausbleiben von *Marasmius alliaceus*-Myzel auf den Kulturplatten und mit dem hohen Anteil an Kulturplatten, auf denen sich keine Pilzmyzelien entwickelten, deutliche Parallelen zu den Ergebnissen der *Megacollybia platyphylla*-Versuche. Die bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* auftretenden Übereinstimmungen in der Käferbesiedlung und in der Zersetzungsphase der Basidiome verdichten die Argumentation für das bei derartigen Pilzarten gering entwickelte Potential einer insektenvermittelten Basidiosporenausbreitung.

Hingegen sind für die Pilzarten *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. vollständig andere Ergebnisse erzielt worden. Bei diesen Pilzarten bildeten sich auf allen Kulturplatten Pilzmyzelien und beim Ausplattierung der Sporenabspüllösungen von *Pholiota aurivella* und *Armillaria mellea* agg. wurden in über 50 Prozent der Kulturplatten Myzelien dieser agaricalen Hymenomyzeten nachgewiesen. Aufgrund der sich in den Kulturschalen etablierenden Mischkulturen, die sich aus verschiedenen, unter den gewählten Kulturbedingungen zum Teil rasch wüchsigen und somit konkurrenzstarken Zygomyzeten

und Hyphomyzeten zusammensetzten, ist diese Nachweisquote der Hymenomyzetenmyzelien sicherlich beachtlich.

Neben den erwähnten Ergebnissen zur Ausbildung von Pilzmyzelien in den Kulturschalen nach Abspülung der Integumente der basidiombesiedelnden Insekten traten in den Kulturschalen Effekte auf, die hier wegen ihrer Einflußnahme auf die Basidiosporenkeimung erwähnt werden müssen. In der Untersuchung der Abspüllösungen, die von *Armillaria mellea* agg.-Fruchtkörper besiedelnden Insekten gewonnen wurden, traten bei der Etablierung der Hymenomyzetenmyzelien Vorgänge zutage, die im Hinblick auf das Keimverhalten der *Armillaria mellea* agg.-Sporen auf synergistische Wechselwirkungen zwischen artfremden Pilzkulturen hindeuten. In Abbildung 68 ist dieser Effekt in einem Ausplattierungsversuch einer Abspüllösung von *Atheta* sp. dokumentiert. Nach einem Inkubationszeitraum von zwei bis drei Wochen, in dem sich zunächst lediglich Kulturen einer nicht näher determinierten Hefeart auf der Agarplatte entwickelt hatten, zeigten sich an den Randbereichen der Hefekulturen Myzelentwicklung von *Armillaria mellea* agg. Hier trat offenbar ein bis heute noch nicht vollständig aufgeklärter Wirkungsmechanismus in Erscheinung, den FRIES (1941, 1943) bereits vor sechzig Jahren als bedeutend für die Realisation einer Sporenkeimung bei Hymenomyzeten herausstellte. Der Autor berichtete in Versuchen zur Sporenkeimung von Hymenomyzeten gleichfalls über auskeimende Basidiosporen in unmittelbarer Nähe von Hefekolonien nach einer Inkubationszeit von wenigen Tagen bis mehreren Wochen. Fries bezeichnete diese Hefen, die die Keimungsrate der Basidiosporen heraufsetzen, als „activator yeasts“. Im Zusammenhang mit einer Untersuchung zur Sporenkeimung von *Laccaria laccata* (Scop. ex Fr.) Berk. et Br. stellt FRIES (1977, 1983) dabei später die Bedeutung von *Rhodotorula glutinis* (Fres.) Harrison in ihrer Funktion als „activator yeast“ heraus. Auch im hier dargestellten Beispiel von *Armillaria mellea* agg. könnte eine nicht näher identifizierte Hefe in der Wirkung einer „activator yeast“ die Sporenkeimung der zunächst ruhenden Hallimaschsporen auf den aMA-Platten ausgelöst haben. Dieser synergistische Effekt zwischen zwei artfremden Pilzkulturen gibt einen weiteren Hinweis für nutzbringende Effekte einer insektenvermittelten Sporenausbreitung bei agaricoiden Pilzen. Die fruchtkörperbesiedelnden Insekten besitzen in diesem Sinn nicht nur das Potential, die Sporen der von ihnen besiedelten Pilzarten auszubreiten. Sie verfrachten überdies offenkundig auch Inokulum von Hefearten, von denen eine keimungsfördernde Wirkung auf die Hymenomyzetensporen ausgehen kann. Für die erfolgreiche Etablierung einer Pilzart an neuen Substratressourcen sind Vektoren, die sich synergistisch beeinflussende Pilzarten gemeinsam in einem Areal ausbreiten, begreiflicherweise höchst effektiv.

Der Vollständigkeit halber ist darauf hinzuweisen, daß Insekten nicht nur Basidiosporen als keimfähiges Inokulum der von ihnen besiedelten Pilzarten ausbreiten können. Schon BRODIE (1931) verweist bei *Coprinus lagopus* (Fr.) Fr. auf das Potential einer Insektenausbreitung von myzelbürtigen Oidien (mitotische Sporen). Der Autor sieht die Bedeutung der insektenvermittelten Verschleppung der feucht-klebrigen haploiden Oidien in einer verbesserten Konstitutionierung der dikaryotischen Phase der Pilzmyzelien. Pilzarten können an ihrem Substratmyzel mitotische Sporen bilden, die als zusätzliche Vermehrungs- und

Überdauerungseinheiten anzusehen sind. Beispielsweise stellt *Pholiota* eine agaricoide Pilzgattung, die an ihrem Substratmyzel gleichzeitig Arthrokonidien und Chlamydosporen ausbilden kann (CLÉMENÇON, 1997; HÜBSCH, 1978; JACOBSSON, 1989). Viele dieser Myzelstrukturen sind jedoch bisher lediglich in Laborkulturen nachgewiesen worden und es bleibt abzuwarten, inwieweit diese Strukturen auch unter natürlichen Bedingungen auftreten. Letztlich ist eine myzelgebundene Produktion von sessilen Vermehrungs- und Überdauerungseinheiten aber wohl nur energetisch vorteilhaft, wenn die Sporen auch einen Ausbreitungsvektor besitzen. In dem vom Pilzmyzel besiedelten Substrat lebende und vom Pilzmyzel fressende Insekten können diese Vektorfunktion erfüllen.

Mit dem Ausplattierungsverfahren wurde der Frage nachgegangen, ob die von den Insekten abgespülten Basidiosporen Keimfähigkeit besitzen. Im Gegensatz zu *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. etablierten sich bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* keine artentsprechenden Pilzmyzelien auf den aMA-Platten. Waren bei den erstgenannten drei Pilzarten sämtliche Kulturplatten mit Myzel bewachsen, so bildeten sich bei *Megacollybia platyphylla* und bei *Marasmius alliaceus* auf einigen Kulturplatten keinerlei Pilzmyzelien (siehe Tabelle 62). Im Hinblick auf eine insektenvermittelte Verfrachtung von Pilzinokulum entsprechen sich die Verhältnisse bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* offenkundig. Das sich wechselseitig bedingende System abgeschwächter Basidiomfäulnis und die Besiedlungsspezifität der assoziierten Pilzkäfer für nicht fäulnisbelastete Basidiome können als Hintergrund für diesen Befund angesehen werden. Die Fruchtkörperentwicklung von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* und die spezifisch assoziierten Käfer sind augenscheinlich eine wenig geeignete Ausgangsbasis für eine insektenvermittelte, extrakorporale Basidiosporenverfrachtung. Bei *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. trägt hingegen das sich wechselseitig bedingende System aus Basidiomfäulnis und eine diesen Fruchtkörperzustand typisierende Insektenansiedlung ein hohes Potential für die insektenvermittelte exozoische Basidiosporenausbreitung. Die breitartig verfallenden Basidiome stellen offenkundig eine gute Matrix, um Pilzinokulum an die basidiombesiedelnden Insekten extrakorporal zu binden. Durch das Vermögen, auch sich synergistisch beeinflussende Pilzarten gemeinsam auszubreiten, bietet die insektenvermittelte Basidiosporenausbreitung diesen Pilzarten ein effektives Vektorsystem bei der Etablierung neuer Substratressourcen.

4.9.3 Das Spektrum der von basidiombesiedelnden Insekten potentiell extrakorporal verfrachteten Pilzarten

Mit der Methodik der Ausplattierung der Abspüllösung wurde ein Pilzartenspektrum erfaßt, das von den basidiombesiedelnden Insekten potentiell in Form von Pilzinokulum verschleppt wird. Aufgrund der methodikbedingten Etablierung von Mischkulturen auf den Kulturplatten war es jedoch nicht immer möglich, die für eine exakte Artbestimmung wünschenswerte Reinkultur der jeweiligen Pilzart zu isolieren. Somit waren einige der auf den Kulturplatten auftretenden Pilze nicht oder lediglich bis zur Gattung determinierbar. Der Verlust

aufschlußreicher Zusatzinformationen, die sich bei vielen Imperfekten Pilzen erst auf der Artebene erschließen, mußte somit hingenommen werden. Nichtsdestotrotz können aus den in den Tabellen 63 bis 67 dargelegten Artenspektren einige bemerkenswerte Aspekte bezüglich der vektoriellen Sporenausbreitung durch basidiomycetischen Insekten abgeleitet werden. Mit zunehmender Menge der untersuchten Kulturplatten wurden bei geringer Stetigkeit immer wieder neue Pilzarten entdeckt, die das Gesamtartenspektrum beständig erweiterten. Dieses Vorkommen der Pilzarten auf den Kulturplatten signalisiert, daß in den Ausplattierungsversuchen die Sättigungsphase im Artenspektrum der von basidiomycetischen Insekten potentiell verfrachtbaren filamentösen Pilzarten noch keineswegs erreicht war. Die Einbeziehung der hier nicht berücksichtigten kokkalen Hefepilze würde das Artenspektrum der Pilze nochmals deutlich erweitern. Das vollständige Fehlen von Coelomyzeten ist insgesamt auffällig. Das weitere Gesamtartenspektrum der Pilze, die auf den aMA-Platten nachgewiesen wurden, repräsentiert Pilzarten und Pilzgruppen, die vier großen, deutlich unterschiedlichen Ökotypen zuzuordnen sind.

Häufig traten auf den aMA-Kulturplatten die zumeist rasch wüchsigen und somit konkurrenzstarken Pilzarten aus den Gattungen *Mortierella*, *Mucor*, *Cladosporium*, *Penicillium* und *Trichoderma* auf. Pilze dieser vier Gattungen werden von DOMSCH *et al.* (1993) als typische Vertreter der *ubiquitär verbreiteten Bodenpilze* herausgestellt. Eine Ausbreitung dieser ubiquitären, vornehmlich saprobiontischen Pilzarten durch die fruchtkörperbesiedelnden, aber auch bodengebundenen Insektenarten ist kaum verwunderlich. Einige Arten dieser bodenbürtigen Pilzgattungen wie *Mortierella isabellina* Oudem., *M. ramanniana* (Möller) Linnem., *Mucor hiemalis* Wehmer, und auch *Trichoderma harzianum* Rifai als Nebenfruchtform von mehreren *Hypocrea*-Arten, konnten nach Angaben von HELFER (1991) auch direkt von Pilzfruchtkörpern isoliert werden. KLEIN und EVELEIGH (1998) verweisen bei der Gattung *Trichoderma* auf ihre generelle Fähigkeit, andere Pilzarten anzugreifen. Mit *Acremonium strictum* W. Gams wurde eine weitere, häufig aus dem Erdboden zu isolierende Pilzart nachgewiesen, die aber auch als ein Sekundärbesiedler verpilzter Substrate beschrieben wird (GAMS, 1971). Diese letztgenannten ubiquitären Pilzarten leiten somit bereits zu den später als vierte Gruppe klassifizierten fruchtkörperbesiedelnden Pilzen über.

Die zweite großen Gruppe bilden Pilzarten wie *Catenularia* sp., *Chaetopsina* sp., *Graphium* spp., *Leptographium* spp., *Phialophora americana* Nannf., *Thielaviopsis basicola* (Berk. & Br.) Ferraris und *Tritirachium* sp. Auch die aus der Faeces von *Geotrupes stercorosus* isolierte *Phialophora richardsiae* Nannf. gehört in diese Gruppe. Sie alle sind *pilzliche Saprobionten oder Parasiten* von krautigen oder holzigen Pflanzen. *Catenularia* sp. vertritt eine saprobiontische Gattung, die durchaus häufig an dem Totholz verschiedener Laubhölzern vorkommt (ELLIS, 1971; KIFFER & MORELET, 2000). Pilzarten der Gattung *Chaetopsina* sp. leben als Anamorph von *Nectria* gleichfalls saprobiontisch auf Holz und Blattlaub (KIFFER & MORELET, 2000). Die beiden *Phialophora*-Arten wurden nach Angaben von COLE und KENDRICK (1973) gleichfalls von Holz und Holzprodukten isoliert. *Tritirachium* sp. leitet nun zu den Pilzparasiten an Pflanzen über. So klassifizieren KIFFER und MORELET

(2000) die Arten der Gattung *Tritirachium* als Saprobionten und Parasiten an Pflanzen. Mit *Tritirachium hydnicola* (Peck) Hughes ein Synonym von *Acrodontium hydnicola* (Peck) de Hoog benennt HELFER (1991) einen Pilz, der nach Meinung des Autors als Substrat bevorzugt die resupinaten, an Holz wachsenden Pilzfruchtkörpern von *Hydnum alutaceum* Fr. nutzt. Der Autor verweist auf die Nennung des Epithetons „hydnicola“, das diese besondere Beziehung der Pilzart zu den Fruchtkörpern von *Hydnum* unterstreicht. Da jedoch keine Artdetermination bei der vorgefundenen *Tritirachium*-Art zu realisieren war, ist keine genaue Aussage über das tatsächliche Substratspektrum dieser Pilzart möglich. *Thielaviopsis basicola* ist als kosmopolitisch verbreiteter Wurzelfäuleerreger von verschiedenen Pflanzenarten bekannt (ELLIS, 1971). Die Gattungen *Graphium* und *Leptographium* repräsentieren schließlich als Nebenfruchtformen von *Ophiostoma* (SEIFERT *et al.*, 1993) weitere pilzliche Parasiten hauptsächlich holziger Pflanzen (HARRINGTON, 1993). Durch die spezifische Bindung der fünf untersuchten agaricoiden Wirtspilzarten an lebendes und totes Holz ist die Verfrachtung von diesen ebenfalls stark holzgebundenen Pilzarten durch die basidiombesiedelnden Insekten beachtenswert. Insbesondere das Vektorenpotential fruchtkörperbesiedelnder Insekten bei den Anamorphstadien der baupathogenen Pilzgattung *Ophiostoma* verdient aufgrund möglicher forstwirtschaftlicher Auswirkungen besondere Aufmerksamkeit. Diese baupathogenen Pilzarten können somit nicht nur spezifisch von Scolytidae (z.B. BERRYMAN, 1989), sondern auch unspezifisch durch die an agaricoiden Basidiomen holzbesiedelnden Pilze lebenden Insekten verfrachtet werden (siehe hierzu auch MALLOCH & BLACKWELL, 1993). Treten bei den Scolytidae sogenannten Mycangien auf, in denen das Pilzinokulum spezifisch und wirkungsvoll gelagert werden kann (siehe BERRYMAN, 1989; FRANCKE-GROSMANN, 1956) und zu den neuen Ressourcen verfrachtet wird, so sind diese speziellen Körperhöhlungen bei den basidiombesiedelnden Insekten nicht nachgewiesen. Eine außerordentlich spezifische Wechselbeziehung, die in der Scolytidae-Pilz-Interaktion durch die spezialisierte Pilzverfrachtung in Erscheinung tritt, ist demnach in der Assoziation zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen nicht realisiert. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, daß auch die unspezifische Ausbreitung von keimfähigem Inokulum bauparasitischer agaricoide Pilzarten, wie etwa der hier analysierten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* durch Insekten, die die faulenden Basidiome dieser agaricalen Hymenomyzetenarten typisierend besiedeln, ein Schadpotential für die Forstwirtschaft darstellen.

Entomopathogene Pilze bilden die dritte Pilzgruppe, die von den Insektenintegumenten abgespült wurden. Gleichwohl nicht zahlreich in den Mischkulturen nachgewiesen, belegt das Auftreten von *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *Paecilomyces farinosus* (Holm ex S.F. Gray) Brown & Smith, *Verticillium insectorum* (Petch) W. Gams und *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viégas in den Kultivierungsversuchen der Abspüllösungen, daß die fruchtkörperbesiedelnden Insekten direkt mit dem Inokulum entomopathogener Pilze belastet sind. Nach GOETTEL *et al.* (1990) ist *Beauveria bassiana* eine entomopathogene Pilzart mit einem breiten Wirtsspektrum, das in alle Hauptordnungen der Insekten hineinreicht. Aufgrund ihres aggressiven Befalls wurde immer wieder erwogen, *Beauveria bassiana* als biologisches

Schädlingsbekämpfungsmittel vornehmlich gegen Käfer, Schmetterlinge und Wanzen einzusetzen (TANADA & KAYA, 1993). Durch ihre weitgehend ungerichtete Befallsspezifität ist diese Pilzart zumindest bisher jedoch als wirkungsvolles biologisches Insektenbekämpfungsmittel ungeeignet. So berichten JAMES *et al.* (1995) über einen Freilandversuch, in dem sich die Pathogenität des Pilzes gegen Schädlinge (Homoptera: Aphidae) richten sollte. Zu Ende des Versuchs waren jedoch vornehmlich die natürlichen Fraßfeinde der Schädlinge (Coleoptera: Coccinellidae) dezimiert. Die Pathogenität dieser Pilzart gegen Käfer wird hierdurch klar dokumentiert. Anhand von eigenen Untersuchungen und der Auswertung von Literaturdaten beschreibt SAMSON (1974) *Paecilomyces farinosus* als ein auch aus Waldboden isolierbares ubiquitär verbreitetes Insektenpathogen mit breitem Wirtsspektrum. *Verticillium lecanii* besitzt nach einer Auflistung der gewonnenen Isolate in GAMS (1971) eine höhere Affinität zu Insekten und Spinnentieren und wird aus diesem Grund hier als entomopathogener Pilz geführt, obwohl in der Liste der von Arthropoden gewonnene Isolate dieser Pilz lediglich ein einziges Mal explizit als Parasit klassifiziert ist. Die weitere Aufstellung der Isolate zeigt, daß *Verticillium lecanii* überdies auch aus Böden, Holz und von Pilzen und somit von völlig anderen Substraten isoliert wurde. In der vorliegenden Studie ist nun insbesondere der Bezug zu Pilzen bemerkenswert. Nach der Liste der Isolate (GAMS, 1971) wurde *Verticillium lecanii* nicht nur von Rostpilzen und der Bäckerhefe, sondern auch von den Fruchtkörpern der Ascomyzeten *Tuber maculatum* Vittad. und von *Helvella lacunosa* Afz. ex Fr. gewonnen. Das Vorkommen von *Verticillium lecanii* sowohl auf Arthropoden aber auch auf Pilzfruchtkörpern läßt einen Zusammenhang anklingen, in dem die Sporen fruchtkörperbesiedelnder Pilzarten durch die fruchtkörperbesiedelnden Insekten ausgebreitet werden. Allerdings betont HELFER (1991), daß Funde von *Verticillium lecanii* an Hymenomyzeten eher die Ausnahme bilden und Rostpilze als Substrat bevorzugt werden. Aufgrund seiner schädigenden Wirkung gegenüber Rostpilzen wurde *Verticillium lecanii* als biologisches Bekämpfungsmittel gegen Rosterkrankungen eingesetzt. Unter Gewächshausbedingungen erfolgreich verlaufende Tests scheiterten allerdings im Freiland (GRABSKI & MENDGEN, 1985). Solange die Ausbreitungsmechanismen der Pilzsporen noch weitgehend ungeklärt sind und vielfach die Windverbreitung als Universalprinzip angesehen wird, bleiben die Wirkungen insbesondere von phytopathogenen Pilzen und ihren möglichen pilzlichen Gegenspielern schwer kalkulierbar. Es bleibt festzuhalten, daß spezifisch gebundene Tierarten effektive Vektoren sind, die neben dem zielgerichteten Transport des pilzlichen Inokulums an den entsprechenden Wirt auch die notwendige zeitliche und räumliche Koinzidenz zwischen Pilz und Wirt herbeiführen können. Durch die gerichtete tiervermittelte Ausbreitung von Pilzsporen könnten erste lokale Infektionsherde gesetzt werden, von denen ausgehend dann auch über eine nachfolgende, zunehmende Windausbreitung ein großflächiger Befall der Wirte ausgelöst werden könnte.

Mit *Verticillium insectorum* wurde eine Pilzart isoliert, die nach GAMS (1971) in zwei Ökotypen auftritt. Während hauptsächlich aus Ceylon Formen bekannt sind, die an Arthropoden leben, wurden in den gemäßigten Breiten Isolate vorwiegend von morschem Holz, Myxomyzeten und alten Pilzfruchtkörpern gewonnen. Pilzarten wie *Verticillium lecanii*

und *Verticillium insectorum* werden in der Literatur in einer Zwitterstellung zwischen einer entomopathogenen und einer saprobiontischen Lebensweise auf Makromyzetenfruchtkörper dokumentiert. Diese Pilzarten wurden nun von dem Integument fruchtkörperbesiedelnder Insekten isoliert, womit sich ein interessanter Sachverhalt eröffnet. Eine fakultative entomopathogene Lebensweise ist für eine Pilzart, die sich in der Nische der Interaktionssysteme zwischen Insekten und Makromyzetenfruchtkörpern etabliert, eine wirkungsvolle Überlebensstrategie. Diese Pilzarten können die fruchtkörperbesiedelnden Insekten als Vektoren und darüber hinaus als Energieressource nutzen. Auf den Fruchtkörpern überdauern die Pilze in einer saprobiontischen Phase und werden schließlich wieder von Insekten, die von den Makromyzetenfruchtkörpern angelockt werden, aufgenommen. Weiterführende Untersuchungen könnten Aufschluß darüber erbringen, inwieweit derartig spezialisierte und wirkungsvolle Systeme der Assoziation zwischen Insekten und Makromyzetenfruchtkörpern aufgesattelt sind.

Besaßen Pilzarten wie *Mortierella isabellina*, *Mortierella rammaniana*, *Mucor hiemalis*, *Acremonium strictum*, *Trichoderma* spp. oder *Verticillium lecanii* aufgrund ihres breiten Besiedlungsspektrums lediglich Anklänge zum Ökotypus der fruchtkörperbesiedelnden Pilze, so bilden die nächstgenannten Pilzarten beziehungsweise Pilzgattungen eine vierte Gruppe, die nach Literaturangaben bekanntermaßen Makromyzetenfruchtkörper parasitiert oder diese saprobiontisch besiedelt. Die Literaturangaben, die auf eine Substratbesiedlung von Makromyzetenfruchtkörpern verweisen, sind nachfolgend den dieser Pilzgruppe angehörenden Pilzarten hintangestellt. Mit *Acremonium butyri* (van Beyma) W. Gams (GAMS, 1971), *Calcariosporium arbuscula* Preuss (DE HOOG, 1974), *Cladobotryum varium* Nees: Fr. (GAMS & HOOZEMANS, 1970; HELFER, 1991), *Chrysosporium* sp., *Geomyces pannorum* (Link) Sigler & Carmichael (HELFER, 1991), *Tilachlidium brachiatum* (Batsch: Fr.) Petch (GAMS, 1971, HELFER, 1991), *Trichothecium roseum* (Persoon: Fr.) Link (Tubaki, 1955 zitiert in DOMSCH *et al.*, 1993), *Verticillium fungicola* (Preuss) Hassebr. (GAMS, 1971; HELFER, 1991), *Verticillium lamellicola* (F.E.V. Smith) W. Gams (GAMS, 1971; HELFER, 1991) und *Geotrichium decipiens* L. Tul. & R. Tul.) W. Gams (DE HOOG *et al.*, 1986; DE HOOG *et al.*, 1998; HELFER, 1991,) nehmen die fruchtkörperbesiedelnden Pilze einen Hauptteil im Pilzartenspektrum ein, deren Inokulum von den basidiomesitischen Insekten abgespült wurde. Sofern es sich bei *Gliocladium* sp., einer aus der Faeces von *Geotrupes stercorosus* isolierten Pilzart um eine Nebenfruchtform der Teleomorphen *Hypocrea* oder *Hypomyces* (KIFFER & MORELET, 2000) handelt, wird das Artenspektrum der mykotrophen Pilze nochmals erweitert. Bei der im Freiland außerordentlich punktuellen, räumlich und zeitlich dispersen und kurzlebigen Fruktifikation der boletoiden und agaricoiden Pilze, ist für mykoparasitische und fruchtkörperzersetzende Pilze eine kontinuierliche und effektive Besiedlung der Makromyzetenfruchtkörper letztlich wohl nur durch eine zielgerichtete Ausbreitung möglich. Die fruchtkörperbesiedelnden Insekten erbringen hier die geeigneten Vektorqualitäten, um die notwendige Koinzidenz zwischen dem Infektionspotential der mykotrophen Pilze und den Makromyzetenfruchtkörpern herzustellen. Nach diesen Befunden könnten die mit den Basidiomen assoziierten Insekten die primären Ausbreitungsvektoren für die

Makromyzetenfruchtkörper besiedelnden Pilzarten stellen. Mit ihren den Konidiophoren in schleimigen Köpfchen ansitzenden Konidien besitzen Arten wie *Acremonium butyri*, *Tilachlidium brachiatum* oder *Verticillium fungicola* die bereits in den vorangehenden Punkten als elementar angesehene Eigenschaft, um von den Insekten verfrachtet zu werden. Pilzarten wie *Calcariosporium arbuscula*, *Cladobotryum varium*, *Geomyces pannorum* oder *Geotrichum decipiens*, die trockene Konidien ausbilden, können eine insektenvektorielle Ausbreitung durch ihre massive Konidienproduktion erringen. Durch die schleimige Matrix der sich unter dem Pilzbefall zersetzenden Fruchtkörper kann zudem auch bei mykotrophen Pilzarten mit trockenen Konidien eine stabile Konidienanlagerung am Insektenintegument erreicht werden. Untersuchung der Faeces von *Geotrupes stercorosus* belegen die bestehende Keimfähigkeit der Konidien von mykoparasitischen Pilzen wie *Calcariosporium arbuscula*, *Gliocladium* sp., *Verticillium fungicola* und *Verticillium lamellicola* auch nach einer Darmpassage. Diese Pilze können somit nicht nur extrakorporal, sondern auch intestinal von einem fruchtkörperassoziierten Insekt ausgebreitet werden. Die Tatsache, daß die mykotrophen Pilzarten extreme Substratspezialisten evolvierten, fordert überdies eine zielgerichtete Ausbreitung dieser Pilzarten. *Geotrichum decipiens* ist als ausschließlicher Besiedler von Hallimasch-Fruchtkörpern (siehe DE HOOG *et al.*, 1998) ein derartiger pilzartspezifischer Substratspezialist. Auch in der vorliegenden Studie wurde *Geotrichum decipiens* an den die Hallimaschfruchtkörper besiedelnden Insekten nachgewiesen.

Nach den hier vorliegenden Ergebnissen wird postuliert, daß die fruchtkörperbesiedelnden Insekten eine, wenn nicht sogar die entscheidende, Funktion bei der zielgerichteten Ausbreitung der mykotrophen Pilze übernehmen. Die Vektorleistung der



Abbildung 80: *Asterophora lycoperdoides* (Pfeile) an altersfaulen Fruchtkörpern von *Russula nigricans* Fr. Teilstrich 2,5cm.



Abbildung 81: *Geotrichum decipiens* (Pfeile, weiße wattige Struktur), eine artspezifische fruchtkörperbesiedelnde Pilzart an altersfaulen Basidiomen von *Armilaria mellea* agg. Teilstrich: 3,5 cm.

fruchtkörperbesiedelnden Insekten bietet das konstitutive Potential für die erfolgreiche und beständige Etablierung von basidiombesiedelnden Pilzen auf ihren speziellen Substraten, wie sie in den Abbildungen 80 und 81 beispielhaft für *Asterophora lycoperdoides* (Bull.: Fr.) Ditm. und *Geotrichum decipiens* dokumentiert sind. Gleichzeitig gibt der vektorielle Ausbreitungsmechanismus durch basidiombesiedelnde Insekten auch einen wirkungsvollen Erklärungsansatz für ein von HELFER (1991) angeführtes Problem. Der Autor verweist innerhalb der Interaktionen zwischen Makromyzetenfruchtkörpern und Mykoparasiten auf die bemerkenswerte Substratbindung von *Hypomyces chrysospermus* Tul. zu Basidiomen boletaler Pilze und zu *Paxillus involutus*. Obwohl die Phialokonidien von *Hypomyces chrysospermus* auch auf vielen anderen Pilzarten keimfähig sind, werden diese Pilze im Freiland nicht befallen. Eine unter diesem Aspekt bisher noch nicht näher untersuchte spezifische Bindung basidiombesiedelnder Insekten zu den boletalen Fruchtkörpern und zu den Basidiomen des gleichfalls in die Verwandtschaftsgruppe der Boletales gehörenden *Paxillus involutus* kann das Problem der Pilz-Pilz-Spezifität durch die gerichtete vektorielle Verfrachtung des infektiösen Inokulums lösen.

Die Keimungsrate der dickwandigen Überdauerungssporen, den Aleuriokonidien, von *Hypomyces chrysospermus* wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst (HELFER, 1991). Aus einem aus Basidiomen von *Paxillus involutus* gewonnen Rohextrakt war eine gesteigerte Keimungsrate der Aleuriokonidien in einem pH-Bereich zwischen 4 und 5 nachzuweisen. Auch wenn vielfach ein allgemeiner pH-Wert zwischen 6,0 und 8,0 bei Insekten im Darmkanal beschrieben wird (PETERS, 1999) zeigen die Daten von TERRA, FERREIRA UND BAKER (1996) zum Teil erhebliche Schwankungen des pH-Wertes zwischen den jeweils untersuchten Insektengruppen und insbesondere zwischen den einzelnen Kompartimenten des Darmkanals der Tiere. So wird bei Larven der Scarabaeidae im Vorderdarm ein pH-Wert von 8,2 beschrieben, während der pH-Wert im Vorderdarm adulter Käfer der Cucujidae lediglich bei 4,9 lag (TERRA, FERREIRA & BAKER 1996). Bei Musciden wurden im Mitteldarm im vorderen Teil des Ventrikulus' pH-Werte von 6,1 gemessen, die dann im mittleren Teil auf 3,1 absanken und schließlich im hinteren Teil des Ventrikulus' wieder auf 6,8 anstiegen. Zusammen mit den Verdauungsenzymen (siehe TERRA, FERREIRA, JORDÃO & DILLON, 1996) und weiteren im Verdauungsprozeß anfallenden organischen Verbindungen kann der pH-Wert im Insektendarm ein physiologisches Umfeld schaffen, das die Keimung der Pilzsporen nach der Darmpassage fördert. Für die erforderliche substratspezifische Ausbreitung der mykoparasitischen Pilze ist die extrakorporale und insbesondere auch die intestinale, gerichtete Verfrachtung von infektiösem Inokulum durch basidiombesiedelnde Insekten als ein überaus wirkungsvoller Mechanismus anzusehen.

Zusammenfassend läßt sich das Spektrum der von basidiombesiedelnden Insekten potentiell extrakorporal und intestinal verfrachteten Pilzarten durch die vier ökologischen Gruppen der ubiquitären Pilze, der pilzlichen Saprobionten oder Parasiten vorwiegend holziger Pflanzen, der entomopathogenen Pilze und der mykotrophen Pilze beschreiben.

4.9.4 Die intestinale Sporenausbreitung bei basidiombesiedelnden Insekten

Neben dem dargelegten extrakorporalen Potential zur Ausbreitung der substratspezialisierten mykoparasitischen Pilze existiert jedoch weiterhin die Möglichkeit eines Ausbreitungsmechanismus über den Verdauungstrakt der Insekten. Eine derartige Ausbreitung von Pilzsporen über den Verdauungstrakt wird bei verschiedenen Tiergruppen erwähnt. So wird in einigen Studien die Vektorfunktion von mykophagen Arthropoden und Säugern bei den vesikulär-arbuskulären Mykorrhizapilzen der Endogonaceae dargelegt (z.B. RABATIN & RHODES, 1982; RABATIN & STINNER, 1985; TRAPPE & MASER, 1976). Weiterhin berichten CÁZARES und TRAPPE (1994) über die Ausbreitung von hypo- und epigäischen Ektomykorrhizapilzen durch mykophage Säuger. Die Autoren heben die Bedeutung der intestinalen Verfrachtung von Pilzsporen nach dem erfolgtem Fruchtkörperfraß bei der pilzlichen Neubesiedlung von Böden heraus.

Durch den in der vorliegenden Studie geführten Nachweis vielzähliger äußerlich intakt erscheinender Basidiosporen im Hinterdarm verschiedener die Fruchtkörper von *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* besiedelnder Käferarten wurde für agaricoide Basidiomyceten die Möglichkeit einer über den Darmkanal geführten Übertragung von pilzlichen Inokulum durch Insekten dokumentiert. In Kultivierungsversuchen wurde nun bei *Pholiota aurivella* auf aMA-Platten die Keimfähigkeit der im Hinterdarm vorliegenden Basidiosporen untersucht. Auch wenn die verwendete Methodik letztlich keine Aussagen über eine Keimungsrate der intestinal verfrachteten Basidiosporen zuläßt, so geben die in Tabelle 61 dargelegten Ergebnisse doch Anlaß, die intestinale Sporenverfrachtung durch basidiombesiedelnde Insekten als weitere Ausbreitungsstrategie der Hymenomyzeten miteinzubeziehen. Alle vier in diesem Versuch untersuchten, die Basidiome von *Pholiota aurivella* besiedelnden Käferarten (*Atheta corvina*, *Lathrimaeum atrocephalum*, *O. alternans* und *Rhizophagus bipustulatus*) nehmen offenkundig die gegenüber Verdauungsprozessen widerstandsfähigen Basidiosporen dieser agaricalen Pilzart in großer Zahl auf und scheiden einen großen Teil dieser Sporen äußerlich unbeschadet wieder aus. Nachdem der mit Sporen gefüllte Endarm der Käfer auf aMA-Kulturplatten gedrückt wurde, entwickelte sich in vier der sechs untersuchten Proben aus den im Darmkanal befindlichen *Pholiota aurivella*-Sporen ein pilzartentsprechendes Myzel. Die Schnallenbildung am Myzel belegt, daß die basidiombesiedelnden Käfer als Einzelindividuen über ihren Verdauungstrakt die Pilzart *Pholiota aurivella* dergestalt ausbreiten können, daß sich an einer von den Käfern neu angeflogenen geeigneten Ressource direkt etablierungsfähiges dikaryotisches Myzel ausbilden kann. Im Einklang mit diesem Untersuchungsbefund stehen auch Studien von NUORTEVA und LAINE (1972) und TUNO (1999) über mykophage Insekten an aphyllomorphen Basidiomen. Die Autoren berichten über hohe Anteile lebensfähigen Inokulums in der Faeces der Insekten. Während NUORTEVA und LAINE (1972) hieraus das Potential von *Hylobius abietis* L. bei der Ausbreitung von *Fomes annosus* (Fr.) Cooke ableitet, stellt TUNO (1999) auf diese Weise die Bedeutung von Fliegen der Gattung *Mycodrosophila* als potentielle Vektoren für die Ausbreitung von *Elfvigia applanata* (Pers.) Karst. heraus.

Die Basidiosporen liegen im Darm der Insekten in großer Anzahl zusammen. In vielen Fällen werden bei der Defäkation Kotballen ausgeschieden, die durch peritrophische Membranen zusammengehalten werden (PETERS, 1999). Auch bei den hier untersuchten Käfern war die Faeces in dieser Weise zusammengelagert. Mit dem Absetzen der Faeces werden dementsprechend in den Kotballen große zusammengelagerte Basidiosporenmengen ausgebreitet. Durch die außerordentliche Bündelung der Basidiosporen bei der Ausscheidung ist die insektenvermittelte intestinale Sporenverfrachtung gegenüber der zufallsgesteuerten und die Basidiosporen dispers streuenden Windausbreitung im Vorteil. Durch die Zusammenlagerung der Sporen erhöht sich, sofern in der Faeces keine negativen Keimungseffekte durch Fungistasis eintreten, die Wirksamkeit, den bei Basidiomyceten überdauerungsfähigen und für die Ausbildung des sexuellen Stadiums notwendigen dikaryotischen Myzelzustand herbeizuführen. Die Faeces stellt somit ein Inokulumreservoir, mit der die Pilzart im Konkurrenzkampf um Substratressourcen ihre Möglichkeit für eine erfolgreiche Etablierung am Substrat erhöhen kann.

Bei der Untersuchung des Darminhaltes der adulten Käfer fiel das Fehlen von *Megacollybia platyphylla*-Sporen auf. Anhand des Vergleiches der Sporenfunde bei *Geotrupes stercorosus*, einer unspezifisch mit den agaricoiden Pilzfruchtkörpern assoziierten Käferart, wird ein weiterer Aspekt bezüglich eines elementaren Gesichtspunktes bei der insektenvermittelten Sporenausbreitung deutlich. Bei den in unmittelbaren Nähe von *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen vom Boden aufgesammelten Waldmistkäfern (*Geotrupes stercorosus*) waren in der Faeces keine *Megacollybia platyphylla*-Sporen festzustellen. Ein völlig anderes Bild erbrachte die gleiche Analyse bei Individuen von *Geotrupes stercorosus*, die am Boden unterhalb eines gestürzten Buchenstammes, aus dem *Pholiota aurivella* fruktifizierte, aufgegriffen wurden. Obwohl sich die Käfer wesentlich weiter von den Basidiomen entfernt befanden, waren bei diesen *Geotrupes stercorosus* in der Faeces große Sporenmenge von *Pholiota aurivella* und keimfähige Sporen mykoparasitischer Pilze (Tabellen 60 und 67) vorzufinden. Die drastischen Unterschiede in den beobachtbaren Sporenmengen von *Megacollybia platyphylla* und *Pholiota aurivella* in der Faeces von *Geotrupes stercorosus* lassen zwei verschiedene Überlegungen zu. Entweder fressen *Geotrupes stercorosus* tatsächlich keine Sporen von *Megacollybia platyphylla* oder aber die hyalinen und dünnwandigen Sporen setzen der Darmpassage weniger Widerstand entgegen als die robusteren Sporen anderer Pilzarten und werden verdaut. Für letztgenannte Vermutung lassen sich die Analysen des Enddarms von auf *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen siedelnden adulten *G. gentilis*, *G. joyioides* und *O. alternans* anführen. Obwohl das Abweiden und Fressen von Pilzsporen in diesen Fällen eindeutig festgehalten wurde (siehe auch ASHE, 1984b) konnten hier ebenfalls keine Sporen des Hymenomyzeten festgestellt werden. Daher erscheint die Hypothese eines vollständigen Abbaues der *Megacollybia platyphylla*-Sporen im Verdauungsprozeß der Käfer naheliegend. Allerdings ist das Fehlen von Wirtspilzsporen im Darmtrakt dieser Käferarten auch durch eine extraorale Vorverdauung der Sporen erklärbar. So schildert LIPKOW (1997) die extraorale Verdauung von Pilzplektenchym bei der Staphylinidengattung *Oxyporus*. Nach den erzielten Ergebnissen

der Darmuntersuchungen kann angenommen werden, daß die Sporen von *Megacollybia platyphylla* weder durch spezifische, mit dieser Pilzart assoziierte Pilzkäfer noch durch andere Insekten effektiv ausgebreitet werden. Infolge der in dieser Studie herausgestellten Parallelen zwischen *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* in der Käferbesiedlungsstruktur und den Alterungsprozessen der Basidiome ist anzunehmen, daß die hier bei *Megacollybia platyphylla* beschriebenen Strukturen wohl auch die Verhältnisse bei *Marasmius alliaceus* widerspiegeln.

4.9.5 Das Potential einer insektenvektoriellen Sporenverfrachtung durch Makromyzetenfruchtkörper besiedelnde Insekten

Mit dieser Studie kann für die Pilzarten *Pholiota aurivella*, *Pholiota squarrosa* und *Armillaria mellea* agg. das Potential einer vektoriellen Sporenverfrachtung durch basidiombesiedelnde Insekten eindeutig herausgestellt werden. Die Sporenverfrachtung kann hier sowohl extrakorporal, dem Insektenintegument anhaftend, als auch intestinal im Verdauungstrakt der Insekten erfolgen. Die zwischen den einzelnen Abspülversuchen auftretenden heterogenen Sporenmengen veranschaulichen, daß äußere Umstände einen Einfluß auf die Menge der Sporenfracht haben, die von den Insekten verschleppt wird. An diesem Punkt werden im Zusammenhang der insektenvektoriellen Sporenausbreitung zusätzliche Aspekte ausführlicher herausgestellt.

Es wurde bereits mehrfach angefügt, daß im Alter verschleimende Pilzarten ein erhöhtes Potential für eine extrakorporale insektenvermittelte Sporenverfrachtung besitzen. In der schleimigen Masse der sich zersetzenden agaricoiden Fruchtkörpern sind eine Menge an Basidiosporen eingebettet. Viele Arten der agaricalen Pilzgattung *Coprinus* treiben über autolytische Prozesse die Zersetzung ihrer Fruchtkörperhüte noch vor dem Beginn ihrer vollständigen Entfaltung voran. Dieser Prozeß der autolytischen Zersetzung der Fruchtkörperhüte ist wohl am bekanntesten und am eindrucksvollsten bei *Coprinus comatus* (Muell.: Fr.) Pers. zu beobachten. Der gesamte Fruchtkörperhut löst sich in einen schwärzlichen Brei auf und tropft nach und nach zu Boden. Auch wenn nach CLÉMENÇON (1997) die Basidiosporen bei den autolytisch zerfließenden *Coprinus*-Typ in einer schmalen Zone knapp über dem Band der Selbstverdauung abgeschleudert werden, so befinden sich gleichermaßen in dem schwärzlichen Brei Basidiosporen. Auch bei anderen Pilzarten verbleibt eine Vielzahl von Sporen in direkter Umgebung der Fruchtkörper und wird nicht, wie INGOLD (1971) ausführt, nach dem Abschleudern von Luftströmungen erfaßt, in die Höhe getragen und auf diese Weise effektiv weitertransportiert. Durch die aus der Eigenwärmeproduktion der Pilzfruchtkörper resultierenden Luftströmungen werden viele Basidiosporen auch auf den Fruchtkörperhut geschleudert und kommen hier dauerhaft zu liegen. Ein Vorgang der an den Basidiomen der aphylophorale Pilzart *Ganoderma applanatum* in Phasen hoher Sporulation durch einen staubig braunen Überzug der Hutoberfläche besonders augenfällig ist. Insbesondere bei büschelig wachsenden Pilzfruchtkörpern wie *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* tragen die unteren Fruchtkörperhüte oftmals den Sporenabdruck des darübergelagerten Basidioms.

Allen hier aufgezeigten Fällen ist gemeinsam, daß ein Kontingent an Basidiosporen der Windverbreitung entzogen ist und an dem Fruktifikationsort, an dem sich die Basidiome schließlich zersetzen, verbleibt. In der vorliegenden Studie wird deutlich, daß die in einer schleimigen Matrix eingelagerten Basidiosporen für eine insektenvermittelte Ausbreitung gut gerüstet sind. Es ist dementsprechend erstaunlich, daß dieses Sporenkontingent in den Studien über die Sporenausbreitung bei Makromyzeten, vermutlich wegen der alles überlagernden Grundannahme der Windverbreitung, keine eingehendere Beachtung findet. So existiert zum Beispiel in der Literatur bei den sich autolytisch zersetzenden *Coprinus*-Arten noch immer divergierende Auffassungen über die in diesen Fällen auftretende Basidiosporenausbreitung. Während HÜBSCH (1991) für diese Pilzgruppe eine Windausbreitung ablehnt und eine Ausbreitung über Insekten anführt, zeigt CLÉMENÇON (1997) anhand einer gezeichneten Bilddarstellung nach Buller (1924) bei sich autolytisch zersetzenden Pilzfruchtkörpern von *Coprinus micaceus* (Bull.: Fr.) Fr. eine Windverbreitung. Durch eine vektorielle Ausbreitungsstrategie durch angelockte Insekten können die vor Ort verbliebenen Basidiosporen jedoch einen wertvollen Beitrag bei der Ausbreitung der Pilzart leisten. Diese Effektivität einer insektenvermittelten Basidiosporenausbreitung wird beispielsweise durch *Phallus impudicus* L.: Pers. dokumentiert. Bei dieser weitbekannten Pilzart ist der vektorielle Ausbreitungsmechanismus über Insekten ein allgemein anerkanntes Grundprinzip (siehe z.B. BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1986; INGOLD, 1966). NUSS (1982) stellt die Beziehung zwischen Pilzsporen und Insekten heraus, indem er darlegt, daß von *Ganoderma lucidum* (M.A. Curtis: Fr.) P. Karst. und *Ganoderma atkinsonii* Jahn, Kotlaba & Pouzar = *Ganoderma carnosum* Pat. spät im Jahr produzierte Sporen erst nach einer Darmpassage durch Fliegenlarven ihre Keimfähigkeit erhalten.

Ein im Alterungsprozeß stark breiartig faulender Fruchtkörperzustand wurde als wesentliches Kriterium für eine effektive Sporenverfrachtung herausgestellt. Durch den vom zersetzenden Fruchtkörper ausgehenden Fäulnisgeruch wird eine Vielzahl von Insekten angelockt. Sporenmengen, eingelagert in eine breiartig-klebrige Matrix haften dem Integument der Tiere bei einer Insektenbesiedlung besonders leicht und ausdauernd an und können überdies von den Insekten auch intestinal aufgenommen werden. Durch dieses Potential der vektoriellen Basidiosporenverfrachtung durch fruchtkörperbesiedelnde Insekten erhalten die am Fruktifikationsort verbliebenen Basidiosporen eine bisher häufig übersehene Bedeutung bei der Ausbreitung von Pilzarten. In der spezifischen Assoziation zwischen *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen und den Käferarten *Gyrophæna* spp. und *O. alternans* fanden sich in den Abspülversuchen keine Hinweise für eine exozoische Sporenverfrachtung durch die Pilzkäfer. Die spezifische Bindung zwischen dieser Käfergilde und den *Megacollybia platyphylla*-Basidiomen scheint für dieses Ergebnis ausschlaggebend zu sein. Diese Käferarten meiden offenkundig faulende Pilzfruchtkörper und präferieren deshalb gerade die *Megacollybia platyphylla*-Basidiome, deren Alterungsprozesse zumeist durch eine geringe Fäulnis gekennzeichnet sind. Der Habitatanspruch der Käferarten und die Fruchtkörperentwicklung von *Megacollybia platyphylla* stehen somit einer effizienten extrakorporalen Sporenausbreitung entgegen. Auch das Potential für eine intestinale

Sporenverfrachtung konnte in dieser spezifischen Käfer-Pilz-Assoziation nicht nachgewiesen werden. Eine unzureichende Widerstandskraft der dünnwandigen und hyalinen *Megacollybia platyphylla*-Basidiosporen gegenüber den Verdauungsprozessen der Käfer wurde als mögliche Erklärung für ausbleibende *Megacollybia platyphylla*-Basidiosporenfunde im Verdauungstrakt der Käfer angeführt. Selbst wenn das Potential einer exozoischen und endozoischen Sporenausbreitung durch fruchtkörperbesiedelnde Insekten in dieser Studie für *Armillaria mellea* agg. *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* nachdrücklich dokumentiert werden konnte, ist die Aussage von BENICK (1952), basidiombesiedelnde Käfer agieren als Vektoren bei der Sporenausbreitung der von ihnen besiedelten Pilzfruchtkörper, nach den Ergebnissen bei *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* nicht allgemeingültig für agaricoide Pilze aufrecht zu erhalten.

4.9.6 Windausbreitung versus vektorielle Insektenausbreitung – eine Einschätzung der Effizienz in der Ausbreitungsstrategie von Basidiosporen

Bei der Windausbreitung, die vielfach als Grundprinzip bei der Ausbreitung von Pilzsporen angesehen wird, werden große Sporenmengen zum Teil über sehr weite Strecken verfrachtet. Allerdings unterliegen die Pilzsporen bei der Windausbreitung Mechanismen, die einer effizienten Besiedlung von offenen Ressourcenquellen entgegenstehen. Die Koinzidenz zwischen Pilzinokulum und geeignetem Substrat gründet sich bei der Windausbreitung auf das Zufallsprinzip. Diesem Mangel hat die Windverbreitung eine Verfrachtung von großen Sporenmengen entgegensetzen. Die mit der Windausbreitung erfolgende weiträumige Verfrachtung von Pilzsporen kann daher auf der einen Seite zu einer erfolgreichen Etablierung der Pilzarten auch an entfernt liegenden Substraten führen, andererseits dünnt sich natürlicherweise mit zunehmender Entfernung auch die Menge der Pilzsporen in der Luftströmung aus. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine Pilzspore ein geeignetes Substrat erreicht, verringert sich mit zunehmender Entfernung. Da auch der Dispersionseffekt der Pilzsporen bei der Windverbreitung hoch ist, sinkt zudem die Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Fusion von Keimhyphen, die kompatiblen Pilzsporen entstammen. Dieser Mechanismus ist jedoch gerade bei Basidiomyceten zur Konstitutionierung des dikaryotischen Myzelzustandes unumgänglich, der letztlich erst den Eintritt in das sexuelle Stadium der Fruchtkörperproduktion erlaubt.

Bei der insektenvermittelten Sporenausbreitung werden sicherlich weit weniger Pilzsporen verfrachtet. Mit den Flugbewegungen des Insektes erhalten die Pilzsporen jedoch einen gerichteten Vektor. Verfügt das Insekt über eine spezifische Beziehung zu dem Pilz oder zu dem vom Pilz besiedelten Substrat, so wird eine gerichtete und effektive Verfrachtung der Pilzsporen an Orte von hoher Besiedlungsqualität ermöglicht. Mit zunehmender Spezialisierung des Insektes auf eine bestimmte Ressource ist somit auch eine substratgebundenerer spezifische Ausbreitung der Pilzsporen realisiert und die Koinzidenz zwischen dem vom Insekt verfrachteten Pilzinokulum und der entsprechenden

Substratressource hergestellt. Dieser von den basidiombesiedelnden Insekten herbeigeführte Koinzidenzfaktor wurde im Zusammenhang mit der Ausbreitung mykotropher Pilze durch fruchtkörperbesiedelnde Insekten besonders augenfällig. Da selbst kleine Insekten in kürzerer Zeit große Distanzen überbrücken (siehe Punkt 4.7.2.1.2), können die Pilzsporen insektenvermittelt auch großräumig ausgebreitet werden. Pilzsporen, die in schleimigen Tröpfchen gebildet werden oder auch in die schleimige Matrix altersfauler Pilzfruchtkörpern eingelagert sind, eignen sich nicht für eine Windverbreitung, sind jedoch für eine insektenvermittelte Ausbreitung prädestiniert. Vom Geruch der altersfaulen Pilzarten wird eine Vielzahl saprophiler Insekten angelockt. Die Pilzsporen können sich nun bei dem Fruchtkörperbesuch dem Insektenintegument anlagern oder werden von den Insekten bei der Nahrungsaufnahme aufgenommen. In dieser Weise können die Insekten größere Inokulummengen entweder extrakorporal in häufig geklumpt vorliegenden Sporenpaketen oder intestinal zusammengeballt in der Faeces verfrachten. Nach einem Ortswechsel können die Pilzsporen so in konzentrierter Form am vom Insekt besuchten Substrat abgeschieden werden. Durch diese Sporenbündelung entsteht vor Ort ein Inokulumreservoir, das die Konsolidierungschancen der Pilze am Substrat steigert. Bei Basidiomyceten ist mit der geklumpten Verfrachtung der Basidiosporen zudem die Chance für die notwendige Dikaryotisierung der Keimungsmyzelien erhöht. Ebenso wie die Pilzsporen sind die Insekten vielfach gegenüber Austrocknung empfindlich. Mit der Präferenz der Insekten für ein feuchtes Umfeld werden die Pilzsporen an Orte verbracht, die sich durch keimungsgünstige Eigenschaften auszeichnen. Darüber hinaus sind die Pilzsporen bei einer vektoriellen extrakorporal und insbesondere intestinal über Insekten erfolgenden Sporenausbreitung ungünstigen Umweltbedingungen, wie der UV-Strahlung, besser entzogen. Im Darmtrakt der Insekten verfrachtete Pilzsporen können bei ausreichender Widerstandskraft durch den intensiven Kontakt mit Verdauungsenzymen und dem physiologischen Umfeld der Darmpassage ihr Keimungspotential steigern (siehe hierzu Nuss, 1982). Überdies kann nur über einen Vektor, wie er sich beispielsweise in basidiombesiedelnden Insekten manifestiert, das Inokulum sich synergistisch beeinflussender Pilzarten gemeinsam verfrachtet werden. Da Insekten zumeist nicht gleichmäßig dispers über ein Gebiet verteilt sind, sondern sich an lokalen Nahrungs-, Paarungs- oder Ovipositionsressourcen zusammenfinden, enthält die insektenvektorielle Verfrachtung des Pilzinokulums auch das notwendige Moment des Exbreeding.

Die Nachteile der zufallsgerichteten dispers streuenden Windausbreitung werden durch die eingesetzte Sporenmenge kompensiert. Bei der vektoriellen insektenvermittelten Ausbreitung von pilzlichem Inokulum wird hingegen der Nachteil einer geringeren Menge an verfrachtetem Inokulum durch die aufgezeigten zahlreichen vorteilhaften Elemente ausgeglichen. Es kann festgehalten werden, daß neben der allgemein anerkannten Windverbreitung der Basidiosporen bei bestimmten Pilzarten auch ein von fruchtkörperbesiedelnden Insekten ausgehendes Potential für eine effektive Ausbreitung der Basidiosporen besteht. Die spezifischen, in der vorliegenden Studie untersuchten Interaktionspartner, Gyrophaena und

Megacollybia platyphylla beziehungsweise *Marasmius alliaceus*, besitzen jedoch offensichtlich kein Potential für eine insektenvermittelte Sporenausbreitung.

4.10 Ökologische Kurzcharakterisierung der Interaktionssysteme zwischen *G. joyioides* und *G. gentilis* mit den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*

Die mykophagen Staphylinidenarten *G. joyioides* und *G. gentilis* besiedeln die kleinräumigen, kurzlebigen und diskontinuierlich auftretenden Habitatressourcen der agaricoiden Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit hoher Konstanz, Dominanz und zum Teil außerordentlich hohen Individuenzahlen. Die spezifische Bindung der *Gyrophana*-Arten an die Basidiome von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* ist offensichtlich, da die Basidiome vieler anderer Pilzarten für die Käferbesiedlung keine oder nur eine vergleichsweise untergeordnete Rolle spielen. Zahlreich von außen auf die Assoziation einwirkende Faktoren, wie beispielsweise die mikroklimatischen Verhältnisse und die Witterungsbedingungen, setzen das Interaktionssystem einem starken Druck aus. Spezifische Anpassungsmechanismen der *Gyrophana*-Arten und der Fruktifikationstypus der beiden Pilzarten stellen jedoch wesentliche Fundamente, die es den spezialisierten Käfern erlauben, sich in diesem außergewöhnlichen, dispers verteilten, diskontinuierlichen und kurzlebigen Mikrohabitat zu etablieren. In dieser Weise wird es den Pilzkäfern möglich, eine zunächst als ungünstig einzuklassifizierende Habitatressource, die agaricoiden Basidiome, erfolgreich zu nutzen. Die enge Bindung der Käferarten zu den Basidiomen dieser beiden Pilzarten manifestiert sich insbesondere darin, daß die Staphyliniden die Fruchtkörper dieser agaricoiden Pilzarten nicht nur als Refugium, sondern als zentrales Mikrohabitat für ihren Lebenszyklus gebrauchen. In der Assoziation verwenden die Pilzkäfer die Basidiome als Aggregationszentrum und als Ort der Paarbildung und Paarung. Die *Gyrophanae* legen ihre Eier an den Fruchtkörpern ab und die Fruchtkörper sind der Ort der Larvalentwicklung. Lediglich die Puppenruhe erfolgt außerhalb der Fruchtkörper. Sowohl Imagines als auch die Larven nutzen die Pilzfruchtkörper als Nahrungsressource und ernähren sich dabei von den Hymenialstrukturen des Fruchtkörper. Insgesamt nutzen die Pilzkäfer die Basidiome somit vielfältig und ziehen aus dem Interaktionssystem einen eindeutigen Vorteil. Durch den Fraß der Pilzkäfer an Sporen und Basidien werden jedoch Pilzstrukturen geschädigt, die der sexuellen Vermehrung der Pilzart dienen. Noch ist nicht hinreichend geklärt, wie elementar diese Schädigung für den Pilz ist. Bei mit Blattschneiderameisen assoziierten Pilzen wurde in Antwort auf das Abweiden der *Gongylidae* eine erhöhte Produktion dieser Pilzstrukturen beobachtet (BASS & CHERRETT, 1996). Es ist jedoch nicht anzunehmen, daß *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* mit einer erhöhten Produktion von Basidien und Basidiosporen auf den Pilzkäferfraß reagieren. Auch wenn Schädigungswerte von 30 bis 64 Prozent, die GUEVARA *et al.* (2000a)

für den Fraß von *Octotemnus glabriculus* und *Cis boleti* an den aphyllomorphen Fruchtkörpern von *Coriolus versicolor* anführen, wohl nicht erreicht werden, da die *Gyrophæna*-Arten in den hier behandelten Interaktionssystemen nicht die Lamellentrama und das Subhymenium, sondern lediglich die reife Hymeniumoberfläche mit Cystiden, Basidien und Basidiosporen angreifen, so ist auch in dieser Assoziation mit dem Fraß von Sporen und Basidien von einer schädigenden Wirkung der Käfer auf den Pilz auszugehen. Aufgrund der in dieser Studie dokumentierten vektoriellen Sporenverbreitung mykoparasitischer Pilze durch basidiombesiedelnde Insekten können die Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* zudem durch die *Gyrophæna*-Besiedlung eine nachteilige Wirkung erfahren, indem das Befallspotential mit fruchtkörperzersetzenden Pilzen gesteigert wird. Für die Assoziation zwischen *Gyrophæna* spp. und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* bleibt somit festzuhalten: Die *Gyrophæna*-Arten ziehen aus der Besiedlung an den Basidiomen einen elementaren Vorteil, da sie hier ihren Lebenszyklus durchlaufen. Gleichzeitig beeinträchtigen die Käfer durch den Fraß von Basidien und Basidiosporen die Pilze in der Reproduktion und verstärken den Befallsdruck der Basidiome mit mykoparasitischer Pilze durch ihr beachtenswertes Vektorenpotential für diese Pilzgruppe.

Bei Betrachtung der Möglichkeit einer rückwärtigen Beziehung, in der der Pilz aus der Insektenansiedlung einen Nutzen ziehen kann, wurde der von BENICK (1952) aufgestellten These nachgegangen, daß die basidiombesiedelnden Käfer einen Beitrag bei der Sporenausbreitung der von ihnen besiedelten Pilzbasidiome leisten. Zeigten Käferarten, die in unspezifisch einzustufenden Assoziationen an den Basidiomen von *Pholiota aurivella*,

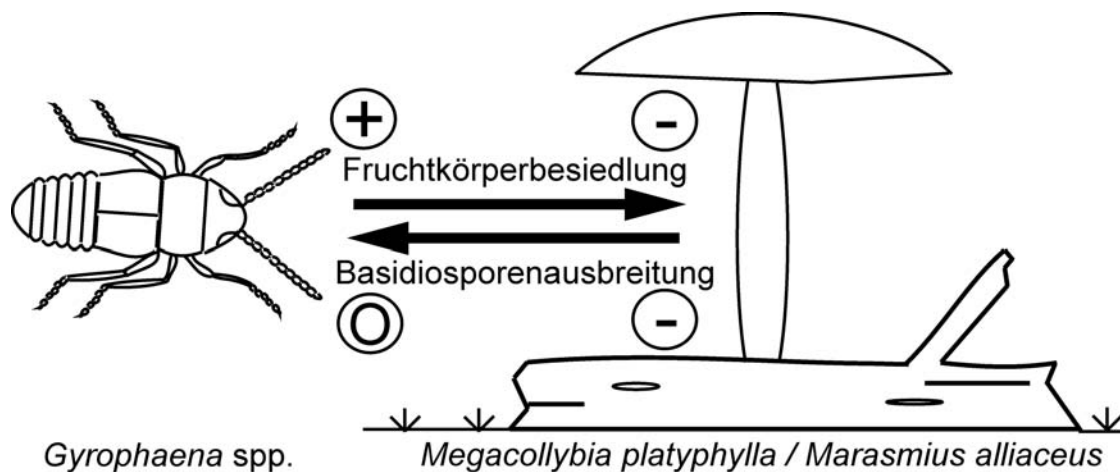


Abbildung 82: Bilanzierung der beidseitigen Effekte, die auf die interagierenden Organismen innerhalb der spezifischen Assoziation zwischen *Gyrophæna* spp. mit den Pilzarten *Megacollybia platyphylla* beziehungsweise *Marasmius alliaceus* hinsichtlich einer Fruchtkörperbesiedlung und einer Basidiosporenausbreitung einwirken. Auf Seiten der Pilzkäfer findet sich ein Vorteil. Die Pilzkäfer nutzen die Pilzfruchtkörper als Nahrungs- und Habitatressource und zur Durchführung ihres Entwicklungszyklus. Auf Seiten der besiedelten Pilze fällt die Bilanz hingegen negativ aus. Durch die Vektorleistung der Pilzkäfer bei der Ausbreitung mykoparasitischer Pilze wird der Befallsdruck auf die Pilzfruchtkörper erhöht. Zudem erfahren die Pilze durch den Fraß der Pilzkäfer an den Basidiosporen eine Reduktion ihres Reproduktionspotentials. Mit dieser Bilanzierung ist die spezifische Assoziation einem einseitigen System der Ausbeutung der Pilze durch die Pilzkäfer zuzuordnen. +: positiver Effekt, -: negativer Effekt, o: neutraler Effekt.

Pholiota squarrosa und *Armillaria mellea* agg. auftraten, ein hohes Vektorpotential zur intestinalen und extrakorporalen Ausbreitung, so war bei den *Gyrophæna*-Arten in ihren spezifischen Assoziationen mit den Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* eine derartige Vektorleistung bei der Basidiosporenausbreitung nicht nachzuweisen. Hinsichtlich der unter Punkt 4.9.6 angeführten vorteilhaften Mechanismen, die einer insektenvermittelten Sporenausbreitung innewohnen, können die Pilzarten *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* aus der spezifischen Besiedlung der *Gyrophæna*-Arten an ihren Basidiomen keine positiven Effekte gewinnen. Hingegen wird durch den von den Pilzkäfern ausgeübten Basidiosporenfraß das Reproduktionspotential des Pilzes gemindert. Somit ist auf Seiten des Pilzes ein nachteiliger Effekt festzuhalten. Bei den Pilzkäfern ist im Hinblick auf die Basidiosporenausbreitung eine neutrale Wirkung zu verzeichnen.

In Abbildung 82 werden die beiden in dieser Studie analysierten Beziehungen, die Basidiombesiedlung und die Basidiosporenausbreitung, in ihren Wirkungsmechanismen auf die beiden Organismen innerhalb der Assoziation zwischen den Pilzkäfern der Gattung *Gyrophæna* und den agaricoiden Basidiomen *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* nochmals in einem Schaubild bilanzierend dargestellt. Aus dem Interaktionssystem ziehen lediglich die *Gyrophænae* einen Gewinn, während die Pilzarten eine Beeinträchtigung ihrer Reproduktionsleistung durch den Sporenfraß der Käfer und einen erhöhten Befallsdruck durch Mykoparasiten erfahren. Die ökologische Charakterisierung des spezifischen Interaktionssystems zwischen den *Gyrophæna*-Arten und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* sieht somit aus den genannten Wechselbeziehungen die einseitige Struktur der Ausbeutung der Pilze durch die *Gyrophænae* vor.

5 Zusammenfassung

Obwohl die Assoziationen zwischen Insekten und den Basidiomen von agaricoiden Pilzen phylogenetisch auf einen ähnlich langen Entwicklungszeitraum zurückblicken können wie die Assoziationen zwischen Insekten mit Angiospermen, sind erstgenannte Interaktionssysteme bislang kaum beachtet und weitgehend unerforscht. Die vorliegende Studie analysiert anhand von Freilanduntersuchungen und Laborexperimenten die Strukturen und die ökologischen Zusammenhänge der Interaktionssysteme zwischen Insekten und agaricoiden Pilzen. Den Studienschwerpunkt bildet die Erfassung der Mechanismen der Käferbesiedlung an den als Modellsysteme herangezogenen Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus*. Sämtliche Freilanduntersuchungen erfolgten im Bundesland Hessen in den Naturwaldreservaten Niddahänge bei Rudingshain und Schönbuche bei Neuhoef und in dem Wirtschaftswald Lahnberge bei Marburg.

Die Fruchtkörper agaricoider Pilze gelten gemeinhin aufgrund ihrer Kurzlebigkeit, Veränderlichkeit und ihrer zeitlichen und räumlichen Diskontinuität in der Fruchtkörperpräsenz als außergewöhnlich instabile Mikrohabitate, die für eine spezialisierte und spezifische Interaktion mit Insekten kaum geeignet erscheinen. In dieser Studie konnten jedoch artspezifische, diametral gegenüberstehende Unterschiede in der Raum-Zeit-Präsenz agaricoider Basidiome herausgestellt werden und es wurden die beiden unterschiedlichen *Pholiota*- und *Megacollybia*-Fruchtifikationstypen klassifiziert. Der *Megacollybia*-Fruchtifikationstypus, dem auch die Pilzart *Marasmius alliaceus* zuzuordnen ist, umfaßt mit den Eigenschaften einer außerordentlich langen, in distinkte Fruktifikationsintervalle gegliederten, potentiellen Fruktifikationsperiode und einer weiten Artverbreitung bei gleichzeitig hoher und geselliger Fruchtkörperproduktion eine wesentliche Ausgangsposition für die Etablierung stetig und spezifisch ausgebildeter Interaktionen mit Insektenarten.

Bei einer Besiedlungsrate von 62 Prozent wurden an den 212 Aufsammlungen der *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörper 39 Käferarten bzw. Käfergruppen nachgewiesen, die neun Käferfamilien zugehörig sind. An den 111 untersuchten *Marasmius alliaceus*-Fruchtkörpern fanden sich bei einer Besiedlungsrate von 30 Prozent acht Käferarten bzw. Käfergruppen aus vier Käferfamilien. Neben mykophagen Käfern (z.B. *Gyrophana* spp., *Oxypoda alternans*) sind die sich an den ephemeren Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* einfindenden Käfer als Saprophage (z.B. *Atehta* spp.), Prädatoren (z.B. *Bolitobius* spp.) und unspezifische Gäste (z.B. *Nargus velox*, *Sclerophaedon orbicularis*, *Trechus* sp.) ökologisch zu kategorisieren. Die Staphylinidae waren die dominierende Käferfamilie, innerhalb derer die Arten der rein mykophagen Gattung *Gyrophana* und die Gruppe der Atheten die Hauptgruppen stellten. Die vier Käferarten *Gyrophana joyioides*, *Gyrophana gentilis*, *Gyrophana affinis* und *Oxypoda alternans* zeigten mit ausgeprägten Konstanz- und Dominanzwerten eine hohe Besiedlungsspezifität zu den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla*. An den *Marasmius alliaceus*-Basidiomen

traf dies auf *Gyrophana gentilis* zu. Diese Käferarten sind daher als eng zu den Fruchtkörpern der Pilzarten assoziiert einzustufen. Auf der Basis der *Gyrophana*-Besiedlungsdaten und des *Megacollybia platyphylla*-Fruchtifikationstypus wurde ein Metapopulationskonzept entwickelt, das die Dynamik zwischen Pilzkäfern und Basidiomen bei der Besetzung der Mikrohabitate modelliert.

Das aufgrund der Kurzlebigkeit und der Fruktifikationsdiskontinuität verengte Interaktionsfenster zwischen Pilzkäfern und Pilzfruchtkörpern wird durch vielzählige, auf das System einwirkende abiotische (Temperatur, Mikro-, Makroklima) und biotische Faktoren (Standortigenschaften, Fraßschädigungen) entscheidend geformt und weiter eingeschränkt. Die Ergebnisse von experimentellen Laborversuchen legen eine Unterscheidung zwischen einem Ansiedlungs- und einem Besiedlungsfenster für die Käfer an Basidiomen unterschiedlicher Zustände nahe. Diese Unterscheidung wird als konstitutives Element für eine effektive und kontinuierliche Fruchtkörperbesiedlung der *Megacollybia platyphylla*-beziehungsweise *Marasmius alliaceus*-Basidiome angesehen.

Anhand von Freiland- und Laborstudien wurde der Lebenszyklus von *G. joyioides* und *G. gentilis* an den *Megacollybia platyphylla*- beziehungsweise *Marasmius alliaceus*-Basidiomen beschrieben und bei diesen Käferarten artspezifische Anpassungsmechanismen bei der Besiedlung dieser agaricoiden Pilzfruchtkörper aufgedeckt. Die Käfer sind in der Lage, ihre Zielpilze zu diskriminieren und aggregieren unter einer Gleichverteilung der Geschlechter an diesen. Die Untersuchungsergebnisse deuten darauf hin, daß ein Auffinden geeigneter Pilzfruchtkörper mittels olfaktorischer Orientierung erfolgt. Das Mikrohabitat der Pilzfruchtkörper dient den Käfern als Paarungsort, als Ort der Nahrungsaufnahme und als Refugium für die Larvenaufzucht. Für *G. joyioides* und *G. gentilis* wurden unterschiedliche Strategien der Brutfürsorge nachgewiesen. *G. joyioides* schützt ihre Gelege, deren Eier zum Zeitpunkt der Oviposition noch keimlos sind, in selbstgefertigten „Bruthöhlen“ am Boden der Lamellenfächer der Fruchtkörper. Bei *G. gentilis* erfolgt die Reifung der Eilarven vor der Eiablage geschützt im Muttertier, so daß bei dieser Käferart die Strategie der Ovoviviparie vorliegt. Die unterschiedlichen Brutfürsorgestrategien werden als Bausteine angesehen, durch die das Aufkommen interspezifischen Konkurrenzdruckes zwischen den beiden homozönen, das selbe Merotop besiedelnden *Gyrophana*-Arten vermindert wird. Als weiterer besonderer Anpassungsmechanismus wird die rasche Embryonal- und Larvalentwicklung von *G. joyioides* und *G. gentilis* hervorgehoben. Diese schnelle Entwicklung der empfindlichen mykophagen-sporophagen Nachkommenschaft ermöglicht die notwendige Synchronisierung zwischen dem Optimalzustand der Basidiome zu einem Zeitpunkt hoher Sporulation bei noch nicht eintretender, entwicklungsschädigender Faulstoffbildung. Mit diesen herausgestellten Anpassungen der *Gyrophana*-Arten und dem charakteristischen Fruktifikationstypus von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* erhält die beschriebene Käfer-Pilz-Assoziation die erforderliche Plastizität, um die spezifischen und spezialisierten Interaktionssysteme dauerhaft auszubilden.

Indem die Pilzkäfer der Gattung *Gyrophana* ihren Lebenszyklus an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* vollziehen, gewinnen sie einen Vorteil aus

der Basidiombesiedlung. Gleichzeitig üben die Käfer jedoch durch ihren sowohl im Imaginal- als auch im Larvalstadium verursachten Fraß an Basidien und Basidiosporen, den Reproduktionseinheiten der Pilze, einen negativen Druck auf die Pilze aus. Um das Interaktionssystem zwischen den Pilzkäfern der Gattung *Gyrophana* und den Basidiomen der agaricoiden Pilze *Megacollybia platyphylla* und *Marasmius alliaceus* ökologisch zu charakterisieren, wurde auch die rückgewandte Beziehung vom Pilz zum Insekt untersucht. Hierzu wurde die von BENICK (1952) formulierte Hypothese einer Ausbreitung der Basidiosporen durch fruchtkörperbesiedelnde Käfer aufgegriffen. In den aufgrund der Besiedlungsstruktur der Insekten unspezifisch eingestuften Insekten-Pilz-Assoziationen wurde ein hohes Potential zur Ausbreitung der Basidiosporen bei den Vergleichspilzarten *Armillaria mellea* agg., *Pholiota aurivella* und *Pholiota squarrosa* durch die basidiombesiedelnden Insekten nachgewiesen. Die zusätzliche Analyse des weiteren Pilzartenspektrums, das potentiell von fruchtkörperbesiedelnden Insekten ausgebreitet werden kann, erbrachte Pilzarten, die vier unterschiedlichen Ökotypen zuzuordnen sind. Neben ubiquitär verbreiteten Pilzarten wurden Saprobionten und Pathogene holziger Pflanzen, entomopathogene Pilze und insbesondere mykotrophe fruchtkörperbesiedelnde Pilzarten nachgewiesen. Die Sporenausbreitung kann sowohl exozoisch als auch endozoisch durch die fruchtkörperbesiedelnden Insekten erfolgen und stellt im Vergleich zu der ungerichteten, dispers streuenden Windverbreitung ein hochwirksames Ausbreitungssystem dar.

In den spezifischen Käfer-Pilz-Assoziationen zwischen *Gyrophana* und den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* beziehungsweise *Marasmius alliaceus* wurde keine vektorielle Ausbreitung der Basidiosporen nachgewiesen. Bedingt durch den pilzschädigenden Basidiosporenfraß und einen erhöhten Befallsdruck mit mykoparasitischen Pilzen gewinnen die *Gyrophanae* aus der Interaktion offensichtlich einen einseitigen Vorteil, so daß die spezifischen *Gyrophana-Megacollybia platyphylla/Marasmius alliaceus*-Assoziationen ökologisch als von den Pilzkäfern geführte Ausbeutungssysteme einzustufen sind.

6 Literatur

- ALTHOFF, B. HOCKE, R. & WILLIG, J. (1991). Naturwaldreservate in Hessen - Ein Überblick. (ed. Hessisches Ministerium für Landesentwicklung, Wohnen, Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Hessen, Band 1* im Rahmen der Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung, Band 24.
- ANDREWARTHA, H.G & BIRCH, L.C. (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- ARONSON, J.M. (1965). The cell wall. In: *The Fungi*. Vol. 1 (eds. G.C. Ainsworth & A.S. Sussman) pp. 49-76. Academic Press, New York.
- ASHE, J.S. (1981). Studies of the life history and habitats of *Phanerota fasciata* Say (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with notes of the mushroom as a habitat and descriptions of the immature stages. *The Coleopterists Bulletin* **35**: 83-96.
- ASHE, J. S. (1982). Evidence about species status of *Phanerota fasciata* (Say) and *Phanerota dissimilis* (Erichson) (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) from host mushroom relationships. *The Coleopterists Bulletin* **36**: 155-161.
- ASHE, J.S. (1984a). Generic revision of the subtribe Gyrophaenina (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with a review of the described subgenera and major features of evolution. *Quaestiones Entomologicae* **20**: 129-349.
- ASHE, J.S. (1984b). Major features in the evolution of relationships between gyrophaenine staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) and fresh mushrooms. In: *Fungus-Insect Relationships*. (eds. Q. Wheeler & M. Blackwell) pp. 227-255. Columbia University Press, New York.
- ASHE, J.S. (1986). Structural features and phylogenetic relationships of larvae of gyrophaenine staphylinid beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae). *Fieldiana: Zoology, new series* **30**: 1-60.
- ASHE, J.S. (1987). Egg chamber production, egg protection and clutch size among fungivorous beetles of the genus *Eumicrota* (Coleoptera: Staphylinidae) and their evolutionary implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* **90**: 255-273.
- ASPI, J. & HOFFMANN, A.A. (1995). Distribution and spacing of *Drosophila mycetophaga* flies on bracket fungi used as mating arenas. *Ecological Entomology* **20**: 203-207.
- ATKINSON, W.D. (1979). A field investigation of larval competition in domestic *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* **48**: 91-102.
- ATKINSON, W.D. (1983). Gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster* is explained by surface texture. *Australian Journal of Zoology* **31**: 925-929.
- ATKINSON, W.D. (1985). Coexistence of Australian rainforest Diptera breeding in fallen fruit. *Journal of Animal Ecology* **54**: 507-518.
- ATKINSON, W.D. & SHORROCKS, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* **50**: 461-471.

- ATKINSON, W.D. & SHORROCKS, B. (1984). Aggregation of larval diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *The American Naturalist* **124**: 336-351.
- BANERJEE, P. & SUNDBERG, W.J. (1993). Preliminary observations on germination of *Pluteus* basidiospores. *Mycologia* **85**: 811-813.
- BARTELT, R.J. & JACKSON, L.L. (1984). Hydrocarbon component of *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae) aggregation pheromone: (Z)-10-heneicosene. *Annals of The Entomological Society of America* **77**: 364-371.
- BARTELT, R.J., JACKSON, L.L. & SCHANER, A.M. (1985a). Ester components of aggregation pheromone of *Drosophila virilis* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Chemical Ecology* **11**: 1197-1208.
- BARTELT, R.J., SCHANER, A.M. & JACKSON, L.L. (1985b). cis-Vaccenyl acetate as an aggregation pheromon in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology* **11**: 1747-1756.
- BARTELT, R.J., SCHANER, A.M. & JACKSON, L.L. (1986). Aggregation pheromones in five taxa of the *Drosophila virilis* species group. *Physiological Entomology* **11**: 367-376.
- BARTELT, R.J., SCHANER, A.M. & JACKSON, L.L. (1988). Aggregation pheromones in *Drosophila borealis* and *Drosophila littoralis*. *Journal of Chemical Ecology* **14**: 1320-1327.
- BARTNICKI-GARCIA, S. (1968). Cell wall chemistry, morphogenesis and taxonomy of fungi. *Annual Review of Microbiology* **22**: 87-108.
- BASS, M & CHERRETT, J.M. (1996). Leaf-cutting ants (Formicidae, Attini), prune their fungus to increase and direct its productivity. *Functional Ecology* **10**: 55-61.
- BAST, E. (1999). *Mikrobiologische Methoden. Eine Einführung in grundlegende Arbeitstechniken*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- BATRA, L.R. (1963). Ecology of ambrosia fungi and their transmission by beetles. *Transactions of the Kansas Academy of Science* **66**: 213-236.
- BATRA, L.R. & BATRA, S.W.T. (1979). Termite-fungus mutualism. In: *Insect-Fungus Symbiosis: nutrition, mutualism, commensalism*. (ed. L.R. Batra) pp. 117-163. John Wiley, New York.
- BATRA, L.R. & BATRA, S.W.T. (1985). Floral mimicry induced by mummy-berry fungus exploits host's pollinators as vectors. *Science* **228**: 1011-1012.
- BATTEN, R. (1973). Het voorkomen van *Gyrophaena*-soorten (Coleoptera: Staphylinidae) op Walcheren. *Entomologische Berichten* **33**: 61-65.
- BAUER, T. (1999). Entomopathogene Insekten. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 531-568. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BEAVER, R.A. (1977). Non-equilibrium 'islands' communities: diptera breeding on dead snails. *Journal of Animal Ecology* **46**: 783-798.
- BEAVER, R.A. (1984). Insect exploitation of ephemeral habitats. *South Pacific Journal of Natural Science* **6**: 3-47.
- BEAVER, R.A. (1989). Insect-fungus relationship in the bark and ambrosia beetles. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 121-143. Academic Press, London.

- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1991). *Ökologie. Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- BEGON, M., MORTIMER, M. & THOMPSON, D.J. (1997). *Populationsökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- BENICK, L. (1952). Pilzkäfer und Käferpilze: Ökologische und statistische Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* **70**: 1-250.
- BENICK, G. & LOHSE, G.A. (1974). Tribus 14 (Callicerini). In: *Die Käfer Mitteleuropas. Band 5, Staphylinidae II (Hypocyphtinae und Aleocharinae) Pselaphidae*. (eds. H. Freude, K.W. Harde & G.A. Lohse) pp. 72-220. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.
- BENKERT, D. (1993). Rote Liste Großpilze (Makromyzeten). In: *Rote Liste – Gefährdete Farn- und Blütenpflanzen, Algen und Pilze im Land Brandenburg*. (ed. Ministerium für Umwelt, Naturschutz und raumordnung des Landes Brandenburg). pp. 107-185.
- BERBEE, M.L. & TAYLOR, J.W. (1993). Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Canadian Journal of Botany* **71**: 1114-1127.
- BERENBAUM, M. (1983). Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution* **37**: 163-179.
- BERRYMAN, A.A. (1989). Adaptive pathways in scolytid-fungus associations. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 145-159. Academic Press, London.
- BESL, H. & BLUMREISIGER, M. (1983). Die Eignung von *Drosophila melanogaster* zur Untersuchung der Anfälligkeit Höherer Pilze gegenüber Madenfraß. *Zeitschrift für Mykologie* **49**: 165-170.
- BESL, H. , KRUMP, CH. & SCHEFCSIK, M. (1987). Die Wirkung von Pilzfruchtkörpern auf *Drosophila*-Maden. *Zeitschrift für Mykologie* **53**: 273-282.
- BISMANIS, J.E. (1976). Endosymbionts of *Sitodrepa panicea*. *Canadian Journal of Microbiology* **22**: 1415-1424.
- BJURMAN, J. (1984). An organic acid, inhibitory to spore germination of mycorrhizal fungi, formed from agar during autoclaving. *Microbios* **39**: 109-116.
- BODENKARTE VON HESSEN 1:50.000 MIT ERLÄUTERUNGEN (ENTWURF). (2002). Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie (ed.), Wiesbaden.
- BODENKUNDLICHE KARTIERANLEITUNG. (1982). Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe und den Geologischen Landesämtern in der Bundesrepublik Deutschland (ed.), Hannover.
- BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998). *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte*. Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden.
- BOUCIAS, D.G. & PENDLAND, J.C. (1991). Attachment of mycopathogens to cuticle: the initial event of mycoses in arthropod hosts. In: *The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals* (eds. G.T. Cole & H.C. Hoch). pp. 101-127. Plenum Press, New York.
- BOYS, H.A. (1978). Food selection by *Oedaleus senegalensis* (Acrididae, Orthoptera) in grassland in millet fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **24**: 278-286.
- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (eds.) (1991). *Pilze der Schweiz*, Band 3, Röhrlinge und Blätterpilze, 1. Teil. Verlag Mykologia, Luzern.

- BREITENBACH, J. & KRÄNZLIN, F. (eds.) (1995). *Pilze der Schweiz*, Band 4, Blätterpilze, 2. Teil. Verlag Mykologia, Luzern.
- BRODIE, H.J. (1931). The oidia of *Coprinus lagopus* and their relation with insects. *Annales of Botany* **45**: 315-345.
- BROWN, W.L., JR., EISNER, T. & WHITTAKER, R.H. (1970). Allomones and Kairomones: trans-specific chemical messengers. *BioScience* **20**: 21-22.
- BRUNS, T.D. (1984). Insect mycophagy in Boletales: fungivore diversity and the mushroom habitat. In: *Fungus-Insect Relationships*. (eds. Q. Wheeler & M. Blackwell) pp. 91-129. Columbia University Press, New York.
- BURLA, H. (1951). Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. *Revue Suisse de Zoologie* **58**: 23-175.
- BURLA, H. & BÄCHLI, G. (1968). Beitrag zur Kenntnis der schweizerischen Dipteren, insbesondere *Drosophila*-Arten, die sich in Fruchtkörpern von Hutpilzen entwickeln. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* **113**: 312-336.
- BURLA, H., BRITO DA CUNA, A., CAVALANCANTI, A.G.L., DOBZHANSKY, TH & PAVAN, C. (1950). Population density and dispersal rates in Brazilian *Drosophila willistoni*. *Ecology* **31**: 393-404.
- BUXTON, P. A. (1960). British Diptera associated with fungi. III. Flies of all families reared from about 150 species of fungi. *The Entomologist's Monthly Magazine* **96**: 61-94.
- CASTELO, J. D., SHAW, C.G. & FURNISS, M.M. (1976). Isolation of *Cryptoprus volvatus* and *Fomes pinicola* from *Dendroctonus pseudotsugae*. *Phytopathology* **66**: 1431-1434.
- CÁZARES, E. & TRAPPE, J.M. (1994). Spore dispersal of ectomycorrhizal fungi on a glacier forefront by mammal mycophagy. *Mycologia* **86**: 507-510.
- CHARNLEY, A.K. (1984). Physiological aspects of destructive pathogenesis in insects by fungi: a speculative review. In: *Invertebrate-microbial interactions*. Joint Symposium of the British Mycological Society and the British Ecological Society held at the University of Exeter September 1982. pp. 229-270. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHARNLEY, A.K. (1989). Mechanisms of fungal pathogenesis in insects. In: *Biotechnology of fungi for improving plant growth*. Symposium of the British Mycological Society held at the University of Sussex September 1988. (eds. J.M. Whipps & R.D. Lumsden). pp. 85-125. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHARNLEY, A.K. & ST. LEGER, R.J. (1991). The role of cuticle-degrading enzymes in fungal pathogenesis in insects. In: *The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals* (eds. G.T. Cole & H.C. Hoch). pp. 267-286. Plenum Press, New York.
- CHERRET, J.M., POWELL, R.J. & STRANDLING, D.J. (1989). The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 93-120. Academic Press, London.
- COLE, G.C. & KENDRICK, B. (1973) Taxonomic studies of Phialophora. *Mycologia* **65**: 661-688.
- COCHRANE, V.W. (1958). *Physiology of fungi*. John Wiley and Sons, New York.
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B* **345**: 101-118.

- COMINS, H.N. & HASSELL, M.P. (1987). The dynamics of predation and competition in patchy environments. *Theoretical Population Biology* **31**: 393-421.
- CONNELL, J.H. & SLAYTER, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**: 1119-1144.
- CORK, S.J. & KENAGY, G.J. (1989). Nutritional value of hypogeous fungus for a forest-dwelling ground squirrel. *Ecology* **70**: 577-586.
- COURTNEY, S. P., KIBOTA, T.T. & SINGLETON, T.S. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecology Research* **20**: 225-275.
- COTTER, H.T. & BILLS, G.F. (1985). Comparison of spatial patterns of sexual and vegetative states of *Boletinus meruloides*. *Transactions of the British Mycological Society* **85**: 520-524.
- COYNE, J.A., BOUSSY, I.A., PROUT, T., BRYANT, S.H., JONES, J.S. & MOORE, J.A. (1982). Long-distance migration of *Drosophila*. *The American Naturalist* **119**: 589-595.
- COYNE, J.A. & MILSTEAD, B. (1987). Long-distance migration of *Drosophila*. 3. Dispersal of *D. melanogaster* alleles from a Maryland orchard. *The American Naturalist* **130**: 70-82.
- CROMACK, K., TODD, R.L. & MONK, C.D. (1975). Patterns of basidiomycete accumulation in conifer and deciduous forest litter. *Soil Biology and Biochemistry* **7**: 265-268.
- CROWE, T.J. (1963). Possible insect vectors of the uredospores of *Hemileia vastatrix* in Kenya. *Transactions of the British Mycological Society* **46**: 24-26.
- CRUMPACKER, D.W. & WILLIAMS, J.S. (1973). Density, dispersion and population structure in *Drosophila pseudoobscura*. *Ecological Monographs* **43**: 499-538.
- DE HOOG, G.S. (1974). *The genera Blastobotrys, Sporothrix, Calcarisporium and Calcarisporiella gen. nov.* Studies in Mycology No. 7. Centraalbureau voor Schimmelcultures.
- DE HOOG, SMITH, M.TH. & GUÉHO, E. (1986). *A revision of the genus Geotrichum and its teleomorphs.* Studies in Mycology No. 29. Centraalbureau voor Schimmelcultures.
- DE HOOG, SMITH, M.TH. & GUÉHO, E. (1998). *Geotrichum* Link: Fries. In: *The Yeasts, A Taxonomic Study*. (eds. C.P. Kurtzman & J.W. Fell). pp. 574-579. Elsevier, Amsterdam.
- DEL SOLAR, E. & PALOMINO, H. (1966). Choice of oviposition in *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist* **100**: 127-133.
- DILLON, R.J. & CHARNLEY, A.K. (1986). Invasion of the pathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* through the guts of germ-free desert locusts, *Schistocerca gregaria*. *Mycopathologia* **34**: 1075-1082.
- DILLON, R.J. & CHARNLEY, A.K. (1991). The fate of fungal spores in the insect gut. In: *The Fungal Spore and Disease Initiation in Plants and Animals* (eds. G.T. Cole & H.C. Hoch). pp. 129-156. Plenum Press, New York.
- DOBZHANSKY, TH. (1973). Active dispersal and passive transport in *Drosophila*. *Evolution* **27**: 565-575.
- DOBZHANSKY, TH. & WRIGHT, S. (1943). Genetics of natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*: **28**: 304-340.
- DOMSCH, K.H., GAMS, W. & ANDERSON, T.-H. (1993). *Compendium of soil fungi*. Volume I. IHW-Verlag, Eching.

- DONISTHORPE, H. (1931). Coleoptera found in the „birch bracket“ fungus *Polyporus betulinus*. *Entomologists' Record* **43**: 14.
- DONISTHORPE, H. (1935). The British fungicolous coleoptera. *The Entomologist's Monthly Magazine* **71**: 21-31.
- DOROW, W.H.O., FLECHTNER, G. & KOPELKE, J.-P. (1992). *Zoologisches Untersuchungskonzept*. (eds. Hessisches Ministerium für Landesentwicklung, Wohnen, Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden / Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Hessen, Band 3* im Rahmen der Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung, Band 26.
- DUBININ, N.P. & TINIAKOV, G.G. (1946). Inversion gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. *Genetics* **31**: 537-545.
- DOUGLAS, A.E. & BEARD, C.B. (1996). Microbial symbioses in the midgut of insects. In: *Biology of the Insect Midgut*. (eds. M.J. Lehane & P.F. Billingsley). pp. 419-431. Chapman & Hall, London.
- DUNGER, W. (ed.) (1997) Zoologische Arbeitsmethoden. In: *Methoden der Bodenbiologie*. (eds. W. Dunger & H.J. Fiedler). pp. 315-491. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- EHRlich, P.R. & EHRlich, A.H. (1981). *Extinction. The Causes and Consequences of the Dissappearance of Species*. Random House, New York.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. (1964). Butterflies and plants, a study in coevolution. *Evolution* **18**: 586-608.
- EISENBEIS, G. & WICHARD W. (1999). Wasserhaushalt, Osmo- und Ionenregulation sowie Exkretion. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 129-170. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- EISFELDER, I. (1954). Beiträge zur Kenntnis der Fauna in höheren Pilzen. *Zeitschrift für Pilzkunde* **21**: 1-12.
- EISFELDER, I. (1955a). Die häufigsten Pilzbewohner. *Zeitschrift für Pilzkunde* **18**: 1-5.
- EISFELDER, I. (1955b). Die häufigsten Pilzbewohner. *Zeitschrift für Pilzkunde* **19**: 12-20.
- EISFELDER, I. (1956). Die häufigsten Pilzbewohner (Fliegen als Pilzverzehr). *Zeitschrift für Pilzkunde* **22**: 108-117.
- EISFELDER, I. (1957). Noch einmal pilzbewohnende Diptera (Zweiflügler). *Zeitschrift für Pilzkunde* **23**: 1-5.
- EISFELDER, I. (1961). Käferpilze und Pilzkäfer. *Zeitschrift für Pilzkunde* **27**: 44-54.
- EISFELDER, I. (1963). Käfer als Pilzbewohner. *Zeitschrift für Pilzkunde* **29**: 77-97.
- EISFELDER, I. (1970). Apterygota (Urinsekten) in und an Pilzen. *Zeitschrift für Pilzkunde* **36**: 171-184.
- ELLIS, M.B. (1971). *Dematiaceous Hyphomycetes*. CAB International, Wallingford.
- ENGELMANN, H.-D. (1978). Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. *Pedobiologia* **18**: 378-380.
- ENJALBERT, F., CASSANAS, G., GUINCHARD, C. & CHAUMONT, J.P. (1996). Toxin composition of *Amanita phalloides* tissues in relation to the collection site. *Mycologia* **88**: 909-921.

- EVANS, H.C. (1988). Coevolution of entomogenous fungi and their insect hosts. In: *Coevolution of Fungi with Plants and Animals*. (eds. K.A. Pirozynski & D.L. Hawksworth) pp. 149-171. Academic Press, London.
- EVANS, H.C. (1989). Mycopathogens of insects of epigeal and arial habitats. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 205-238. Academic Press, London.
- FEENY, P. (1975). Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: *Coevolution of Animals and Plants*. (eds. L.E. Gilbert & P.H. Raven) pp. 3-19. University of Texas Press, Austin, TX.
- FISH, R.H., BROWNE, L.E., WOOD, D.L. & HENDRY, L.B. (1979). Pheromone biosynthetic pathways: Conversions of deuterium-labelled ipsdienol with sexual and enantio-selectivity in *Ips paraconfusus* Lanier. *Tetrahedron Letters*. **17**: 1465-1468.
- FISHER, P.J., STRANDLING, D.J. & PEGLER, D.N. (1994). *Leucoagaricus* basidiomata from a live nest of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Mycological Research* **98**: 884-888.
- FLECHTNER, G. (2000). Coleoptera (Käfer). In: *Niddahänge östlich Rudingshain. Zoologische Untersuchungen 1990-1992*. (eds. Hessisches Ministerium für Umwelt, Landwirtschaft und Forsten, Wiesbaden / Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Hessen, Band 5 / 2.2* im Rahmen der Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung, Band 32. pp. 5-349.
- FOELIX, R.F. (1992). *Biologie der Spinnen*. Gerorg Thieme Verlag, Stuttgart.
- FOURNIER, G., HADJIAKHOONDI, A. LEBOEUF, M., CHARLES, B. & FOURNIAT, J. (1994). Volatile constituents of *Xylopi frutescens*, *X. pyraertii* and *X. sericea*: chemical and biological study. *Phytotherapy Research* **8**: 166-169.
- FOX L.R. & MORROW, P.A. (1981). Specialisation: species property or local phenomenon? *Science* **211**: 887-893.
- FRANCKE-GROSMANN, H. (1956). Hautdrüsen als Träger der Pilzsymbiose bei Ambrosiakäfern. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **45**: 275-308.
- FRENCH, R.C. (1992). Volatile chemical germination stimulators of rust and other fungal spores. *Mycologia* **84**: 277-288.
- FRIES, N. (1941). Über die Sporenkeimung bei einigen Gasteromyceten und mykorrhizabildenden Hymenomyceten. *Archiv für Mikrobiologie*. **12**: 266-248.
- FRIES, N. (1943). Untersuchung über Sporenkeimung und Mycelentwicklung bodenbewohnender Hymenomyceten. *Symbolae Botanicae Upsalienses*. **6**: 1-81.
- FRIES, N. (1960). Spore germination in Boletus induced by amino acids. *Transactions of the Kansas Academy of Science, Series C* **63**: 142-146.
- FRIES, N. (1977). Germination of *Laccaria laccata* spores in vitro. *Mycologia* **69**: 848-850.
- FRIES, N. (1978). Basidiospore germination in some mycorrhiza-forming hymenomycetes. *Transactions of the British Mycological Society* **70**: 319-324.
- FRIES, N. (1983). Spore germination, homing reaction and intersterility groups in *Laccaria laccata* (Agaricales). *Mycologia* **75**: 221-227.

- GAMS, W. (1971). *Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes)*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- GAMS, W. & HOOZEMANS, A.C.M. (1970). Cladobotryum-Konidienformen von Hypomyces-Arten. *Persoonia* **6**: 95-110.
- GHIRADELLA, H. & RADIGAN, W. (1974). Collembolan cuticle: wax layer and antiwettibng properties. *Journal of Insect Physiology* **20**: 301-306.
- GILBERTSON, R.L. (1984). Relationships between insects and wood-rotting basidiomycetes. In: *Fungus-Insect Relationships*. (eds. Q. Wheeler & M. Blackwell) pp.130-165. Columbia University Press, New York.
- GILLESPIE, A.T. & MOORHOUSE, E.R. (1989). The use of fungi to control pests of agricultural importance. In: *Biotechnology of fungi for improving plant growth*. Symposium of the British Mycological Society held at the University of Sussex September 1988. (eds. J.M. Whipps & R.D. Lumsden). pp. 55-84. Cambridge University Press, Cambridge.
- GISIN, H. (1984). *Collembolenfauna Europas*. Museum D'Histoire Naturelle, Genève.
- GMINDER, A. & KRIEGLSTEINER, G.J. (2001). Tricholomataceae. In: *Die Großpilze Baden-Württembergs, Band. 3, Ständerpilze: Blätterpilze I*. (ed. G.J. Krieglsteiner) pp.117-589. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- GOCHENAUR, S.E. (1987). Evidence suggests that grazing regulates ascospore density in soil. *Mycologia* **79**: 445-450.
- GOETTEL, M.S., POPRAWSKI, T.J., VANDENBERG, J.D., LI, Z. & ROBERTS, D.W. (1990). Safety to nontarget invertebrates of fungal biocontrol agents. In: *Safety of Microbial Insecticides*. (eds. M. Laird, L.A. Lacey & E.W. Davidson). pp. 209-231. CRC Press, Boca Raton.
- GOTTSCHALK, C. (1958). Zur Anlockung von Staphyliniden durch chemische Substanzen. *Beiträge zur Entomologie* **8**: 78-80.
- GOOS, R.D. (1984). Another case of mushroom poisoning involving *Tricholomopsis platyphylla*. *Mycologia* **76**: 350-351.
- GOOS, R.D. & SHOOP, C. R. (1980). A case of mushroom poisoning caused by *Tricholomopsis platyphylla*. *Mycologia* **72**: 433-435.
- GRABSKI, G.C. & MENDGEN, K. (1985). Einsatz von *V. lecanii* als biologische Schädlingsbekämpfungsmittel gegen den Bohnenrost *U. appendiculatus* im Feld und im Gewächshaus. *Phytopathologische Zeitschrift* **113**: 243-251.
- GRAHAM, K. (1967). Fungal-insect mutualism in tree and timber. *Annual Review of Entomology* **12**: 105-126.
- GRAVES, R.C. (1960). Ecological observations on the Insects and other inhabitants of woody shelf fungi (Basidiomycetes: Polyporaceae) in the Chicago area. *Annales of The Entomological Society of America* **53**: 61-78.
- GRIMALDI, D. (1985). Niche separation and competitive coexistence in mycophagous *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **87**: 498-511.
- GRIMALDI, D. & JAENIKE, J. (1984). Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology* **65**: 1113-1120.

- GRÖNWALL, O. & PEHRSON, Å. (1984). Nutrient content in fungi as a primary food of the red squirrel *Sciurus vulgaris* L. *Oecologia* **64**: 230-231.
- GUEVARA, R. & DIRZO, R. (1999). Consumption of macro-fungi by invertebrates in a Mexican tropical cloud forest: do fruit body characteristics matter? *Journal of Tropical Ecology* **15**: 603-617.
- GUEVARA, R., RAYNER, A.D.M. & REYNOLDS, S.E. (2000a). Effects of fungivory by two specialist ciid beetles (*Octotemnus glabriculus* and *Cis boleti*) on the reproductive fitness of their host fungus, *Coriolus versicolor*. *New Phytologist* **145**: 137-144.
- GUEVARA, R., RAYNER, A.D.M. & REYNOLDS, S.E. (2000b). Orientation of specialist and generalist fungivorous ciid beetles to host and non-host odours. *Physiological Entomology* **25**: 288-295.
- GULDEN G. (1992). Megacollybia Kotl. & Pouz. In: *Nordic Macromycetes Vol. 2, Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales*. (eds. L. Hansen & H. Knudsen) pp. 147. Nordsvamp, Copenhagen.
- HACKMANN, W. & MEINANDER, M. (1979). Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland. *Annales Zoologici Fennici* **16**: 50-83.
- HÄCKEL, H. (1999). *Meteorologie*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- HAMMOND, P.M. & LAWRENCE, J.F. (1989). Appendix: mycophagy in insects: a summary. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 275-324. Academic Press, London.
- HANLEY, R.S. & GOODRICH, M.A. (1995). Review of mycophagy, host relationships and behavior in the New World Oxyporinae (Coleoptera: Staphylinidae). *The Coleopterists Bulletin* **49**: 267-280.
- HANLON, R.D.G. (1981). Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient. *Oikos* **36**: 362-267.
- HANSKI, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* **37**: 306-312.
- HANSKI, I. (1983). Coexistence of competitors in patchy environments. *Ecology* **64**: 493-500.
- HANSKI, I. (1987a). Colonization of ephemeral habitats. In: *Colonisation, Succession and Stability*. (eds. A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards) pp. 155-185. Blackwell, Oxford.
- HANSKI, I. (1987b). Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. *Ecological Entomology* **12**: 257-266.
- HANSKI, I. (1989). Fungivory: fungi, insects and ecology. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 25-68. Academic Press, London.
- HARBORNE, J. B. (1995). *Ökologische Biochemie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- HARDY, T.N. (1988). Gathering of fungal honeydew by *Polistes* spp. (Hymenoptera: Vespidae) and potential transmission of the causal ergot fungus. *The Florida Entomologist* **71**: 374-376.
- HARRINGTON, T.C. (1993). Diseases of conifers caused by species of *Ophiostoma* and *Leptographium*. In: *Ceratocystis and Ophiostoma: Taxonomy, Ecology and Pathogenicity*. (eds. M.J. Wingfield, K.A. Seifert & J.F. Webber). pp. 161-172. American Phytopathological Society.

- HAWKSWORTH, (1991) The fungal dimension of biodiversity, magnitude, significance and conservation. *Mycological Research* **95**: 641-655.
- HEDLUND, K., BENGTSSON, G. & RUNDGREN, S. (1995). Fungal odour discrimination in two sympatric species of fungivorous collembolans. *Functional Ecology* **9**: 869-875.
- HELPER, W. (1991) *Pilze auf Pilzfruchtkörpern: Untersuchungen zur Ökologie, Systematik und Chemie*. Libri Botanici, Band 1. IHW-Verlag, Eching.
- HENDRICH, J., KATSYOANNOS, B.I., PAPA, D.R. & PROKOPY, R.J. (1991). Sex differences in movement between natural feeding and mating sites and tradeoffs between food consumption, mating success and predator evasion in Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* **86**: 223-321.
- HENDRY, L.B., PIATEK, B., BROWNE, L.E., WOOD, D.L., BYERS, J.A., FISH, R.H. & HICKS, R.A. (1980). *In vivo* conversion of a labeled host plant chemical to pheromones of the bark beetle *Ips paraconfusus*. *Nature* **284**: 85.
- HENNEBERG, L. (1996). *Untersuchung zur Besiedlung und Interaktion von Arthropoden an Pilzen in baden-württembergischen und hessischen Bannwäldern*. Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Marburg.
- HIBBETT, D.S., DONOGHUE, M.J. & TOMLINSON, P.B. (1997). Is *Phellinites disgiustoi* the oldest Homobasidiomycete? *American Journal of Botany* **84**: 1005-1011.
- HIBBETT, D.S., GRIMALDI, D. & DONOGHUE, M.J. (1995). Cretaceous mushrooms in amber. *Nature* **377**: 487.
- HINTON, H.E. (1981). *Biology of Insect Eggs*. Volume I. Pergamon Press, Oxford.
- HOCKE, R., BÖGER, K., ROEDER, E. & SCHÄFER, M. (1996). *Niddahänge östlich Rudingshain – Waldkundliche Untersuchungen*. (ed. Hessisches Ministerium für Landesentwicklung, Wohnen, Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Hessen, Band 5/1* im Rahmen der Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung, Band 31.
- HOCKING, B. (1953). The intrinsic range and speed of flight of insects. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **104**: 223-345.
- HODGE, K.T., HUMBER, R.A. & WOZNIAK, C.A. (1998). *Cordyceps variabilis* and the genus *Syngliocladium*. *Mycologia* **90**: 743-753.
- HOFFMANN, K.H. (1995). Stoffwechsel. In: *Physiologie der Insekten*. (ed. M. Gewecke). pp. 1-67. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- HOFFMANN, K.H. (1995). Fortpflanzung und Entwicklung. In: *Physiologie der Insekten*. (ed. M. Gewecke). pp. 69-109. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- HOWE, H.F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: *Seed Dispersal*. (ed. D.R. Murray) pp. 123-190. Academic Press, Sydney.
- HSIAU, P.T.-W. & HARRINGTON, T.C. (1997). *Ceratocystiopsis brevicorni* sp. nov., a mycangial fungus from *Dendroctonus brevicornis* (Coleoptera: Scolytidae). *Mycologia* **89**: 661-669.
- HÜBSCH, P. (1978). Nebenfruchtformen bei Pholiota-Arten in Reinkultur. *Česká Mykologie* **32**: 82-86.
- HÜBSCH, P. (1991). Klasse Ständerpilze, Basidiomycetes. In: *Die große farbige Enzyklopädie Urania Pflanzenreich in vier Bänden, Viren, Bakterien, Algen, Pilze*. pp 475-558. Urania-Verlag, Leipzig.

- HUGHES, P.R. (1974). Myrcene: A precursor of pheromones in *Ips* beetles. *Journal of Insect Physiology* **20**: 1271-1275.
- INGOLD, C.T. (1966). Spore release. In: *The Fungi – An Advanced Treatise. Volume II, The Fungal Organism*. (eds. G.C. Ainsworth & A. S. Sussman) pp. 679-707. Academic Press, New York.
- INGOLD, C.T. (1971) *Fungal Spores: Their Liberation and Dispersal*. Clarendon Press, Oxford.
- ISAAC, S. (1994). Many fungi are brightly coloured; does pigmentation provide any advantage to those species? *Mycologist* **8**: 178-179.
- ITO, P.J., KUNIMOTO, R. & KO, W.H. (1979). Transmission of *Mucor* rot of guava fruits by three species of fruit flies. *Tropical Agriculture* **56**: 49-52.
- IVES, A.R. (1988). Aggregation and the coexistence of competitors. *Annales Zoologici Fennici* **25**: 75-88.
- IVES, A.R. (1991). Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* **61**: 75-94.
- IVES A.R. & MAY, R.M. (1985). Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *Journal of Theoretical Biology* **115**: 65-92.
- JACOBSSON, S. (1989). Studies on *Pholiota* in culture. *Mycotaxon* **36**: 95-145.
- JAENIKE, J. (1978). Resource predictability and niche breadth in the *Drosophila quinaria* species group. *Evolution* **32**: 676-678.
- JAENIKE, J. (1985). Parasite pressure and the evolution of Amanitin tolerance in *Drosophila*. *Evolution* **39**: 1295-1301.
- JAENIKE, J., GRIMALDI, D.A., SLUDER, A.E. & GREENEAF, A.L. (1983). α -Amanitin tolerance in mycophagous *Drosophila*. *Science* **221**: 165-167.
- JAENIKE, J. & JAMES, A.V. (1991). Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* **60**: 913-928.
- JAENIKE, J. & SELANDER, R.K. (1979). Ecological generalism in *Drosophila falleni*: genetic evidence. *Evolution* **33**: 741-748.
- JAMES, R.R., SHAFFER, B.T., CROFT, B. & LIGHART, B. (1995). Field evaluation of *Beauveria bassiana*: its persistence and effects on the pea aphid and a non-target coccinellid in alfalfa. *Biocontrol Science and Technology* **5**: 425-437.
- JANSON, C. (1983). Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* **219**: 187-189.
- JEDICKE, E. (1997) (ed.). *Die Roten Listen: Gefährdete Pflanzen, Tiere, Pflanzengesellschaften und Biotoptypen in Bund und Ländern*. Großpilze. pp. 138-197. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- JENNERSTEN, O., (1982). Butterfly visitors as vectors of *Ustilago violacea* spores between caryophyllaceous plants. *Oikos* **40**: 125-130.
- JOHNSON, C.N. (1994). Nutritional ecology of a mycophagous marsupial in relation to production of hypogeous fungi. *Ecology* **75**: 2015-2021.
- JOHNSTON, J.S. & HEED, W.B. (1975). Dispersal of *Drosophila*: the effect of baiting on the behavior and the distribution of natural populations. *The American Naturalist* **109**: 207-216.

- JOHNSTON, J.S. & HEED, W.B. (1976). Dispersal of desert-adapted *Drosophila*: the sugaro-breeding *D. nigrispiracula*. *The American Naturalist* **110**: 629-651.
- JONES, J.S., BRYANT, S.H., LEWONTIN, R.C., MOORE, J.A. & PROUT, T. (1981). Gene flow and the geographical distribution of a molecular polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **98**: 157-178.
- JONSELL, M. & NORDLANDER, G. (1995). Field attraction of Coleoptera to odours of the wood-decaying polypores *Fomitopsis pinicola* and *Fomes fomentarius*. *Annales Zoologici Fennici* **32**: 391-402.
- JONSSON, M., NORDLANDER, G. & JONSELL, M. (1997). Pheromones affecting flying beetles colonising the polypores *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis pinicola*. *Entomologica Fennica* **8**: 161-165.
- JURZITZA, G. (1963). Pilze als Insektensymbionten. *Zeitschrift für Pilzkunde*. **29**: 72-76.
- JURZITZA, G. (1979). The fungi symbiotic with anobiid beetles. In: *Insect-Fungus symbiosis: Nutrition, Mutualism and Commensalism*. (ed. L.R. Batra). pp. 65-76. John Wiley, New York.
- KAHLOS, K., KIVIRANTA, J.L.J. & HILTUNEN, R.V.K. (1994). Volatile constituents of wild and *in vitro* cultivated *Gloeophyllum odoratum*. *Phytochemistry* **36**: 917-922.
- KEHR, V. (1998). *Macrophomopsis coronillae* (Desm.) Petrak in tripartiter Assoziation mit der Gallmücke *Asphondylia melanopus* Kffr. und *Lotus corniculatus* L. Dissertation, Fachbereich Biologie, Marburg.
- KEITEL, W., HOCKE, W., BÖGER, K. & KECHER, H.-G. (1997). *Schönbuche – Waldkundliche Untersuchungen*. (ed. Hessisches Ministerium für Landesentwicklung, Wohnen, Landwirtschaft, Forsten und Naturschutz, Wiesbaden). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Hessen, Band 6/1* im Rahmen der Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung, Band 33.
- KELLER, S. & ZIMMERMANN, G. (1989). Mycopathogens of soil insects. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 239-270. Academic Press, London.
- KIFFER, E. MORELET, M. (2000). *The Deuteromycetes. Mitosporic Fungi. Classification and Generic Keys*. Science Publisher, Inc., Enfield.
- KLIMASZEWSKI, J. & PECK, S.B. (1987). Succession and phenology of beetle faunas (Coleoptera) in the fungus *Polyporellus squamosus* (Huds.: Fr.) Karst. (Polyporaceae) in Silesia, Poland. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 542-550.
- KNUDSEN, H. & NOORDELOOS, M.E. (1992). *Marasmius* Fr. In: *Nordic Macromycetes Vol. 2, Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales*. (eds. L. Hansen & H. Knudsen) pp. 143-147. Nordsvamp, Copenhagen.
- KOHLMEYER, J. UND KOHLMEYER, E. (1974). Distribution of *Epichlöe typhina* (ascomycetes) and its parasitic fly. *Mycologia* **65**: 77-86.
- KOSKELA, H. & HANSKI, I. (1977). Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Annales Zoologici Fennici* **14**: 204-223.
- KÖHLER, F. (1996). *Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald*. (eds. Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten / Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen). *LÖBF-Schriftenreihe, Band 6*.

- KLEIN, D. & EVELEIGH, D.E. (1998). Ecology of Trichoderma In: *Trichoderma and Gliocladium*. Volume 1. (eds. C.P. Kubicek & G.E. Harman). pp. 57-74. Taylor & Francis Ltd, London.
- KOST, G. (1991). Zur Ökologie und Bioindikatorfunktion von Pilzarten in einigen Bannwäldern Baden-Württembergs, nebst Vorschlägen zum Artenschutz von Pilzen. *Schriftenreihe Vegetationskunde Bonn* **21**: 161-184.
- KOULOSSIS, N.A. & KATSOYANNOS, B.I. (1994). Adult response of the almond seed wasp, *Eurytoma amygdali*, to chemicals from its host and certain non-hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **73**: 211-220.
- KRATOCHWIL, A. & SCHWABE, A. (2001). *Ökologie der Lebensgemeinschaften: Bioökologie*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- KRIEGLSTEINER, G.J. (1991). *Verbreitungsatlas der Großpilze Deutschlands (West). Band 1 (a+b): Ständerpilze*, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- KRIEGLSTEINER, G.J. (2000). Russulales. In: *Die Großpilze Baden-Württembergs, Band 3, Ständerpilz: Leisten-, Keulen-, Korallen- und Stoppelpilze, Bauchpilze, Röhrlings- und Täublingsartige*. (ed. G.J. Krieglsteiner). pp. 349-592. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LACY, R.C. (1984). Ecological and genetic response to mycophagy in Drosophilidae (Diptera). In: *Fungus-insect relationships: perspectives in evolution and ecology*. (eds. Q. Wheeler & M. Blackwell). pp. 286-301. Columbia University Press, New York.
- LANDROCK, K. (1940). Zweiflügler oder Diptera – VI: Pilzmücken oder Fungivoridae (Mycetophilidae). In: *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 38. Teil*. (ed. F. Dahl). Gustav Fischer Verlag, Jena.
- LAWRENCE, J.F. (1973). Host preference in ciid beetles (Coleoptera: Ciidae) inhabiting the fruiting bodies of basidiomycetes in North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University* **145**: 163-212.
- LAWRENCE, J.F. (1989) Mycophagy in the coleoptera: feeding strategies and morphological adaptations. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 1-23. Academic Press, London.
- LESCHEN, R.A.B. & ALLEN, R.T. (1988). Immature stages, life histories and feeding mechanisms of three *Oxyporus* spp. (Coleoptera: Staphylinidae: Oxyporinae). *The Coleopterists Bulletin* **42**: 321-333.
- LEUSINK, L. (1995). De Levensduur van Paddestoelen. *Coolia* **38**: 106-114.
- LEVIN, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. *The American Naturalist* **108**: 207-228.
- LILLY, V.G. (1965). Chemical constituents of the fungal cell. I. Elemental constituents and their roles. In: *The Fungi*, vol I. (eds. G.C. Ainsworth & A.S. Sussmann). pp. 163-177. Academic Press, New York.
- LIPKOW, E. (1966). Biologisch-ökologische Untersuchungen über Tachyporus-Arten und *Tachinus rufipes* (Col., Staphyl.). *Pedobiologia* **6**: 140-177.
- LIPKOW, E. (1997). Zur Biologie der Ernährung, Fortpflanzung, Wirtswahl und Konkurrenzvermeidung von *Oxyporus*-Arten (Coleoptera: Staphylinidae). *Faunistisch-ökologische Mitteilungen* **7**: 297-305.

- LOHSE, G.A. (1974a). Tribus 1-13 (Deinopsini - Falagriini). In: *Die Käfer Mitteleuropas. Band 5, Staphylinidae II (Hypocyphitinae und Aleocharinae) Pselaphidae*. (eds. H. Freude, K.W. Harde & G.A. Lohse) pp. 11-72. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.
- LOHSE, G.A. (1974b). Tribus 15-19 (Schistogenini – Aleocharini). In: *Die Käfer Mitteleuropas. Band 5, Staphylinidae II (Hypocyphitinae und Aleocharinae) Pselaphidae*. (eds. H. Freude, K.W. Harde & G.A. Lohse) pp. 221-293. Goecke & Evers Verlag, Krefeld.
- MADDEN, J.L. & COUTTS, M.P. (1979). The role of fungi in the biology and ecology of woodwasps (Hymenoptera: Siricidae). In: *Insect-Fungus Symbiosis: nutrition, mutualism, commensalism*. (ed. L.R. Batra) pp. 165-174. John Wiley, New York.
- MAINS, E.B. (1958). North American entomogenous species of *Cordyceps*. *Mycologia* **50**: 169-222.
- MALLOCH, D. & BLACKWELL, M. (1992). Dispersal of fungal diaspores. In: *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*. Mycology series Vol.9. (eds. G.C. Carroll & D.T. Wicklow). pp.147-171. Marcel Dekker Inc., New York.
- MALLOCH, D. & BLACKWELL, M. (1993). Dispersal biology of the ophiostomatoid fungi. In: *Ceratocystis and Ophiostoma: Taxonomy, Ecology and Pathogenicity*. (eds. M.J. Wingfield, K.A. Seifert & J.F. Webber). pp. 195-206. American Phytopathological Society.
- MARTIN, M.M. (1979). Biological implications of insect mycophagy. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **54**: 1-21.
- MARTIN, M.M., KUKOR, J.J., MARTIN, J.S., O'TOOLE, T.E & JOHNSON, M.W. (1981). Digestive enzymes of fungus-feeding beetles. *Physiological Zoology*. **54**: 137-145.
- MATHIEU, F, BRUN, L.O., MARCHILLAUD, C. & FREROT, B. (1997). Trapping of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* Ferr. (Col, Scolytidae) within a mesh-enclosed environment: interaction of olfactory and visual stimuli. *Journal of Applied Entomology* **121**: 181-186.
- MATTHEWMAN, W.G. & PIELOU, D.P. (1971). Arthropods inhabiting the sporophores of *Fomes fomentarius* (Polyporaceae) in Gatineau Park, Quebec. *Canadian Entomologist* **103**: 775-847.
- MAYER, H. (1957). Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. *Zoologische Jahrbücher/ Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* **85**: 501-672.
- MERRIL, W. & COWLING, E.B. (1966). Role of nitrogen in wood deterioration: amount and distribution of nitrogen in fungi. *Phytopathology* **56**: 1083-1090.
- MIER, N., CANETE, S., KLAEBE, A., CHAVANT, L. & FOURNIER, D. (1996). Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. *Pergamon* **41**: 1293-1299.
- MINCH, F.L. (1952). Insects inhabitants of *Polyporus betulinus*. *Journal of the New York Entomological Society* **60**: 31-35.
- MOATS, R.A., BARTELT, R.J. & JACKSON, J.J. (1987). Ester and ketone components of the aggregation pheromone of *Drosophila hydei*. *Journal of Chemical Ecology* **13**: 451-462.
- MORGE, G. & SCHUMANN, H. (1990). Diptera – Zweiflügler. In: *Exkursionsfauna von Deutschland*. (ed. E. Stresemann). pp. 306-407. Volk und Wissen, Berlin.
- MÖLLER, C. & DREYFUS, M.M. (1996). Microfungi from Antarctic lichens, mosses and vascular plants. *Mycologia* **88**: 922-933.
- MOHR, C.O. (1943). Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs* **13**: 275-309.

- MOSER, M. (1962). Die Rolle des Wassers im Leben der höheren Pilze. *Schweizerische Zeitschrift für Pilzkunde* **9**: 129-141.
- MOSER, M. (1983). Die Röhrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). In: *Kleine Kryptogamenflora, Band IIb/2, Basidiomyceten, 2. Teil*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- MOSER, J.C., PERRY, T.J., BRIDGES, J.R. & YIN, H.-F. (1995). Ascospore dispersal of *Ceratocystiopsis ranaculosus*, a mycangial fungus of the southern pine beetle. *Mycologia* **87**: 84-86.
- MÜHLENBERG, M. (1993). *Freilandökologie*. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.
- MÜLLER-KÖGLER, E. (1965). *Cordyceps militaris* (Fr.) Link: Beobachtungen und Versuche anlässlich eines Fundes auf *Tipula paludosa* Meig. (Dipt., Tipul.). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **55**: 409-418.
- MURRIN, F. (1996). Fungi and insects. In: *The Mycota. VI. Human and Animal Relationships*. (eds. D.H. Howard & J.D. Miller). pp. 365-388. Springer-Verlag, Berlin.
- NEWELL, K. (1984a). Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biology & Biochemistry* **16**: 227-233.
- NEWELL, K. (1984b). Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* **16**: 235-239.
- NEWTON, JR., A.F. (1984). Mycophagy in Staphyliniidea (Coleoptera). In: *Fungus-Insect Relationships*. (eds. Q. Wheeler & M. Blackwell) pp. 302-353. Columbia University Press, New York.
- NOEL-SUBERVILLE, C., CRUZ, C., GUINBERTEAU, J. & MONTURY, M. (1996). Correlation between fatty acid content and aromatic compound release in fresh Blewit (*Lepista nuda*). *Journal of Agriculture and Food Chemistry* **44**: 1180-1183.
- NUORTEVA, M. & LAINE, L. (1968). Über die Möglichkeit der Insekten als Überträger des Wurzelschwamms (*Fomes annosus* (Fr.) Cooke). *Annales Entomologici Fennici* **34**: 113-135.
- NUORTEVA, M. & LAINE, L. (1972). Lebensfähige Diasporen des Wurzelschwamms (*Fomes annosus* (Fr.) Cooke) in den Exkrementen von *Hylobius abietis* L. (Col., Curculionidae). *Annales Entomologici Fennici* **38**: 119-121.
- NUSS, I. (1975). *Zur Ökologie der Porlinge: Untersuchungen über die Sporulation einiger Porlinge und die an ihnen gefundenen Käferarten*. Bibliotheca Mycologica, Band 45. Vaduz.
- NUSS, I. (1982). Die Bedeutung der Proterosporien: Schlußfolgerungen aus Untersuchungen an *Ganoderma* (Basidiomycetes). *Plant Systematics and Evolution* **141**: 53-79.
- PAINE, R.T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**: 65-75.
- PAINE, R.T. (1974). Interidal community structure. *Oecologia* **15**: 93-120.
- PARKIN, E.A. (1942). Symbiosis and siricid woodwasps. *Annales of Applied Biology* **29**: 268-274.
- PARSONS, P.A. & BOCK, I.R. (1976). Convergent behaviour: lek behaviour in two *Drosophila* subgenera. *Search* **7**: 486.
- PARSONS, P.A. & BOCK, I. R. (1977). Lek behaviour in three species of the subgenus *Hirtodrosophila* of Australian *Drosophila*. *Nature* **256**: 48.

- PAVIOUR-SMITH, K. (1960). The fruiting bodies of macrofungi as habitats of the family Ciidae (Coeloptera). *Oikos* **11**: 43-71.
- PETERS, W. (1999). Ernährung und Verdauung. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 91-128. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- PIELOU, D.P. (1966). The fauna of *Polyporus betulinus* (Builiard) Fries (Basidiomycetes: Polyporaceae) in Gatineau Park, Quebec. *Canadian Entomologist* **98**: 1233-1237.
- PIELOU, D.P. & MATTHEWMAN, W.G. (1966). The fauna of *Fomes fomentarius* (Linnaeus ex Fries) Kickx growing on dead birch in Gatineau Park, Quebec. *Canadian Entomologist* **98**: 1308-1312.
- PIELOU, D.P. & VERMA A.N. (1968). The arthropod fauna associated with the birch bracket fungus *Polyporus betulinus*, in eastern Canada. *Canadian Entomologist* **100**: 1179-1199.
- PIROZYNSKI, K.A. & MALLOCH, D.W. (1988). Seeds, spores and stomachs: evolution in seed dispersal mutualism. In: *Coevolution of Fungi with Plants and Animals*. (eds. K.A. Pirozynski & D.L. Hawksworth) pp. 227-246. Academic Press, London.
- PLASSMANN, E. (1971). Über die Fungivoriden-Fauna (Diptera) des Naturparkes Hoher Vogelsberg. *Oberhessische Naturwissenschaftliche Zeitschrift* **38**: 53-87.
- POWELL, J.R., DOBZHANSKY, TH, HOOK, J.E. & WISTRAND, H.E. (1975). Genetics of natural populations. XLIII. Further Studies on rates of dispersal of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Genetics* **82**: 493-506.
- PREUß, J. (1990). Naturfaktoren des Marburger Raumes. In: *Marburg, Entwicklungen – Strukturen – Funktionen - Vergleiche*. (ed. A. Pletsch). *Marburger Geographische Schriften, Heft 115*. pp. 1-15
- RABATIN, S.C. & RHODES, L.H. (1982). *Acaulospora bireticulata* inside oribatid mites. *Mycologia* **74**: 859-861.
- RABATIN, S.C. & STINNER, B.R. (1985). Arthropods as consumers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycologia* **77**: 320-322.
- RAPIOR, S., BREHERET, S., TALOU, T. & BESSIERE, J.-M. (1997). Volatile flavor constituents of fresh *Marasmius alliaceus* (Garlic *Marasmius*). *Journal of Agriculture and Food Chemistry* **45**: 820-825.
- RAPIOR, S., FONS, F. & BESSIERE, J.-M. (2000). The fenugreek odor of *Lactarius helvus*. *Mycologia* **92**: 305-308.
- RAUH, J. (1993). *Faunistisch – ökologische Bewertung von Naturwaldreservaten anhand repräsentativer Tiergruppen*. (eds. Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten / Lehrstuhl für Landnutzungsplan und Naturschutz, Ludwig-Maximilians-Universität München-Freising). *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Bayern, Band 2*. IHW-Verlag.
- RENWICK, J.A.A., HIGHERS, P.R. & KRULL, I.S. (1976). Selective production of *cis*- and *trans*-verbenol from (-)-alpha pinene by a bark beetle. *Science* **191**: 199-201.
- RENNER, K. (1982). Coleopterenfänge mit Bodenfallen am Sandstrand der Ostseeküste, ein Beitrag zum Problem der Lockwirkung von Konservierungsmitteln. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen Kiel* **5**: 137-146.
- RICHARDSON, M.J. (1970). Studies on *Russula emetica* and other agarics in a scots pine plantation. *Transactions of the British Mycological Society* **52**: 217-229.
- ROCKWELL, R.F. & GROSSFIELD, J. (1978). *Drosophila*: behavioral cues for oviposition. *The American Midland Naturalist* **99**: 361-368.

- ROOT, R. (1967). The niche exploitation pattern of the bluegrey gnatcatcher. *Ecological Monographs* **37**: 317-350.
- ROSEWELL, J., SHORROCKS, B. & EDWARDS, K. (1990). Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. I. Aggregation. *Journal of Animal Ecology* **59**: 977-1001.
- ROSS, A.J. & JARZEMBOWSKI, E.A. (1993). Arthropoda (Hexapoda; Insecta). In: *The Fossil Record 2*. (ed. M.J. Bengton). pp. 363-426. Chapman & Hall, London.
- ROSSI, W. (1998). New or interesting Laboulbeniales parasitic on Diptera from Bolivia. *Mycologia* **90**: 1047-1054.
- ROSSI, W. & SANTAMARIA, S. (2000). New Laboulbeniales parasitic on Staphylinidae. *Mycologia* **92**: 786-791.
- ROTH, G. (1994). *Wetterkunde für alle: Wolkenbilder und andere Wetterphänomene, Großwetterlagen, Wettervorhersage*. BLV-Verlag, München.
- RUSCH, J. (1990). Untersuchungsergebnisse zum Vorkommen mitteleuropäischer Arten der Gattung Gyrophaena MANNH. in verschiedenen Pilzen (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* **34**: 263-268.
- SAMSON, R.A. (1974). *Paecilomyces and some allied Hyphomycetes*. Studies in Mycology No. 6. Centraalbureau voor Schimmelcultures, Baarn.
- SCHANER, A.M., BARTELT, R.J. & JACKSON, J.J. (1987). (Z)-11-Octadecenyl acetate as an aggregation pheromon of *Drosophila simulans*. *Journal of Chemical Ecology* **13**: 1777-1786.
- SCHARSTEIN, H. & STOMMEL, G. (1999). Photorezeption. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 320-348. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- SCHERPPELTZ, O. (1936). Ueber Tötung, Konservierung und Präparation von Käfern. *Koleopterologische Rundschau* **22**: 23-33.
- SCHERPPELTZ, O. & HÖFLER, K. (1948). *Käfer und Pilze*. Verlag für Jugend und Volk, Wien.
- SCHLOSKE, H.W. (1969). Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Laboulbeniales (Ascomycetes) unter besonderer Berücksichtigung des Parasit-Wirt-Verhältnisses. *Parasitologische Schriftenreihe* **19**: 1-176.
- SCHERF, H. (1966). Zunderpilz und Hartpilzkäfer. *Natur und Museum* **96**: 89-98.
- SCHOENLY, K. & REID, W. (1987). Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete seres or a continuum of change. *Oecologia* **73**: 192-202.
- SCHOONHOVEN, L.M., JERMY, T. & VAN LOON, J.J.A. (1998). *Insect-Plant Biology: From physiology to evolution*. Chapman & Hall, London.
- SEIFERT, K.A., WINGFIELD, M.J. & KENDRICK, W.B. (1993). A nomenclator for described species of *Ceratocystis*, *Ophiostoma*, *Ceratocystiopsis*, *Ceratostomella* and *Sphaeronaemella*. In: *Ceratocystis and Ophiostoma: Taxonomy, Ecology and Pathogenicity*. (eds. M.J. Wingfield, K.A. Seifert & J.F. Webber). pp. 269-287. American Phytopathological Society.
- SEVENSTER, J.G. (1996). Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology* **65**: 297-307.
- SEVENSTER, J.G. & VAN ALPHEN, J.J.M. (1996). Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* **65**: 308-324.

- SHELLY, T.E. (1987). Lek behavior of a Hawaiian *Drosophila*: male spacing, aggression and female visitation. *Animal Behaviour* **35**: 1394-1404.
- SHERWOOD-PIKE, M. A. (1991). Fossils as key to evolution in fungi. *BioSystems* **25**: 121-129.
- SHERWOOD-PIKE, M.A. & GRAY, J. (1985). Silurian fungal remains: probable records of the class Ascomycetes. *Lethaia*, **18**: 1-20.
- SHORROCKS, B. (1977). An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* **26**: 335-345.
- SHORROCKS, B., ATKINSON, W. & CHARLESWORTH, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* **48**: 899-908.
- SHORROCKS, B. & ROSEWELL, J. (1986). Guild size in Drosophilids: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* **55**: 527-541.
- SINGER, R. (1961). *Mushrooms and Truffles*. Interscience, New York.
- SINGER, R. & ARCHANGELSKY, S. (1958). A petrified basidiomycete from Patagonia. *American Journal of Botany* **45**: 194-198.
- SLATKIN, M. (1974). Competition and regional coexistence. *Ecology* **55**: 128-134.
- SORENSEN, A.E. (1986). Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**: 443-464.
- SPAINE, P.C. & KANEKO, S. (1993). Spore exudates and other factors affecting germination of *Cronartium quercum* f. sp. *fusiforme* basidiospores. *Mycologia* **85**: 51-61.
- STABENTHEINER, A. & RÖMER, H. (1999). Temperatur- und Feuchterezeption. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 298-301. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- STACK, R.W., SINCLAIR, W.A. & LARSEN, A.O. (1975). Preservation of basidiospores of *Laccaria laccata* for use as mycorrhizal inoculum. *Mycologia* **67**: 167-170.
- STARMER, W.T., FOGLEMAN, J.C. & LACHANCE, M.-A. (1991). The yeast community of cacti. In: *Microbial Ecology of Leaves*. (eds. J.H. Andrews & Hirano, S.S.) pp. 158-178. Springer-Verlag, New York.
- STEINER, G. (1963). *Das Zoologische Laboratorium*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- STERNER, O. (1995). Toxic terpenoids from Higher Fungi and their possible role in chemical defence systems. *Cryptogamie, Mycologie* **16**: 47-57.
- STEWART, L.A., HEMPTINNE, J.-L. & DIXON, A.F.G. (1991). Reproductive tactics of ladybird beetles: relationships between egg size, ovariole number and developmental time. *Functional Ecology* **5**: 380-385.
- STILLWELL, M.A. (1966). Woodwasps (Siricidae) in conifers and the associated fungus, *Stereum chailetii*, in eastern Canada. *Forest Science* **12**: 121-128.
- STUBBLEFIELD, S.P., TAYLOR, T.N. & BECK, C.B. (1985). Studies of paleozoic fungi. IV. Wood-decaying fungi in *Callixylon newberryi* from the Upper Devonian. *American Journal of Botany* **72**: 1765-1774.
- STUBBLEFIELD, S.P., TAYLOR, T.N., MILLER, C.E. & COLE, G.T. (1983). Studies of Carboniferous fungi. II. The structure and organization of Mycocharpon, Sporocarpon, Dubiocarpon, and Coleocarpon (Ascomycotina). *American Journal of Botany* **70**: 1482-1498.

- SUSSMAN, A.S., LOWRY, R.J. & TYRRELL, E. (1959). Activation of *Neurospora* ascospores by organic solvents and furans. *Mycologia* **51**: 237-247.
- TABATA, M. & ABE, Y. (1995). *Cerrena unicolor* isolated from the mycangia of a horntail, *Tremex longicollis*, Kochi Prefecture, Japan. *Mycoscience* **36**: 447-450.
- TANADA, Y. & KAYA, H. (1993). *Insect Pathology*. Academic Press, San Diego.
- TAVARES, I.I. (1979). The Laboulbeniales and their arthropod hosts. In: *Insect-Fungus Symbiosis: nutrition, mutualism, commensalism*. (ed L.R. Batra) pp. 229-258. John Wiley, New York.
- TAYLOR, R.J. (1992). Seasonal changes in the diet of the Tasmanian bettong (*Bettongia gaimardi*), a mycophagous marsupial. *Journal of Mammalogy* **73**: 408-414.
- TAYLOR, R.J. (1993). Habitat requirements of the Tasmanian bettong (*Bettongia gaimardi*), a mycophagous marsupial. *Wildlife Research* **20**: 699-710.
- TAYLOR, T.N., REMY, W. & HASS, H. (1992a). Parasitism in a 400-million-year-old green alga. *Nature* **357**: 493-494.
- TAYLOR, T.N., HASS, H. & REMY, W. (1992b). Devonian fungi: interaction with the green alga *Paleonitella*. *Mycologia* **84**: 901-910.
- TERRA, W.R., FERREIRA, C. & BAKER, J.E. (1996). Compartmentalization of digestion. In: *Biology of the Insect Midgut*. (eds. M.J. Lehane & P.F. Billingsley). pp. 206-235. Chapman & Hall, London.
- TERRA, W.R., FERREIRA, C., JORDÃO, B.P. & DILLON, R.J. (1996). Digestive enzymes. In: *Biology of the Insect Midgut*. (eds. M.J. Lehane & P.F. Billingsley). pp. 153-194. Chapman & Hall, London.
- THOMPSON, J.N. & BURDON, J.J. (1992). Gene-for-gene coevolution between plants and parasites. *Nature* **360**: 121-125.
- TIMOFEEFF-RSSOVSKY, N.W. & TIMOFEEFF-RSSOVSKY, E.A. (1940a). Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. I. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger *Drosophila*-Arten über das Gelände. *Zeitschrift für induktive Abstammungs-und Vererbungslehre* **79**: 28-34.
- TIMOFEEFF-RSSOVSKY, N.W. & TIMOFEEFF-RSSOVSKY, E.A. (1940b). Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. II. Aktionsbereiche von *D. funebris* und *D. melanogaster*. *Zeitschrift für induktive Abstammungs-und Vererbungslehre* **79**: 35-43.
- TIMOFEEFF-RSSOVSKY, N.W. & TIMOFEEFF-RSSOVSKY, E.A. (1940c). Populationsgenetische Versuche an *Drosophila*. III. Quantitative Untersuchungen an einigen *Drosophila*-Populationen. *Zeitschrift für induktive Abstammungs-und Vererbungslehre* **79**: 44-49.
- TOPP, W. (1975). Zur Larvalmorphologie der Atheta (Col., Staphylinidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)* **268**: 1-23.
- TRAPPE, J.M. & MASER, C. (1976). Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. *Mycologia* **68**: 433-436.
- TUNO, N. (1998). Spore dispersal of *Dictyophora* fungi (Phallaceae) by flies. *Ecological Research* **13**: 7-15.
- TUNO, N. (1999). Insect feeding on spores of a bracket fungus, *Elvingia applanata* (Pers.) Karst. (Ganodermaceae, Aphyllophorales). *Ecological Research* **14**: 97-103.
- VERHOEF, H.A. & NAGELKERKE, C.J. (1977). Formation and ecological significance of aggregations in Collembola. *Oecologia* **31**: 215-226.

- VERHOEF, H.A., NAGELKERKE, C.J. & JOOSSE, E.N.G. (1977). Aggregation pheromones in Collembola. *Journal of Insect Physiology* **23**: 1009-1013.
- VÖLKL, W. (1995). Datenauswertung und planungsrelevante Aufbereitung faunistisch-ökologischer Erhebungsergebnisse am Beispiel endophytisch lebender Insekten und Parasitoide. In: *Biologische Daten für die Planung. Auswertung, Aufbereitung und Flächenbewertung*. Referate und Ergebnisse der gleichnamigen Fachtagung auf der Insel Vilm am 12. und 13. Oktober 1993. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz Heft 43. (eds. Riecken U. & Schröder, E.). pp. 55-66. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- WALLACE, B. (1966a). On the dispersal of *Drosophila*. *The American Naturalist* **100**: 551-563.
- WALLACE, B. (1966b). Distance and the allelism of lethals in a tropical population of *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist* **100**: 565-578.
- WEBBER, J.F. & GIBBS, J.N. (1989). Insect dissemination of fungal pathogens of trees. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 161-204. Academic Press, London.
- WEBER, N.A. (1979). Fungus culturing by ants. In: *Insect-Fungus Symbiosis: nutrition, mutualism, commensalism*. (ed. L.R. Batra) pp. 77-116. John Wiley, New York.
- WEIR, A. & HAMMOND, P.M. (1997). Laboulbeniales on beetles: host utilization patterns and the species richness of parasites. *Biodiversity and Conservation*. **6**: 701-719.
- WELCH, R.C. (1993). Ovariole development in Staphylinidae (Coleoptera). *Invertebrate Reproduction and Development* **23**: 225-234.
- WHITE, I.M. (1977). The larvae of some British species of *Gyrophana* Mannerheim (Coleoptera: Staphylinidae) with notes on the taxonomy and biology of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society* **60**: 297-317.
- WHITNEY, H.S. & COBB, F.W. (1972). Non-staining fungi associated with the bark beetle *Dendroctonus brevicornis* (Coleoptera: Scolytidae) on *Pinus ponderosa*. *Canadian Journal of Botany* **50**: 1843-1945.
- WHITNEY, H.S., BANDONI, R.J. & OBERWINKLER, F. (1987). *Entomocorticium dendroctoni* gen. et sp. nov. (Basidiomycotina), a possible nutritional symbionte of the mountain pine beetle in lodgepole pine in British Columbia. *Canadian Journal of Botany* **65**: 95-102.
- WICKLOW, D.T. & DOWD, P.F. (1989). Entomotoxigenic potential of wild and domesticated yellow-green *Aspergilli*: toxicity to Corn Earworm and Fall Armyworm larvae. *Mycologia* **81**: 561-566.
- WIELAND, T. (1968). Poisonous principles of mushrooms of the genus *Amanita*. *Science* **159**: 946-952.
- WIGGLESWORTH, V.B. (1949). The utilization of reserve substances in *Drosophila* during flight. *The Journal of Experimental Biology* **26**: 150-163.
- WILDING, N., COLLINS, N.M., HAMMOND, P.M. & WEBBER, J.F. (1989). Preface. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. xi-xii. Academic Press, London.
- WILMANN, O. (2001). *Exkursionsführer Schwarzwald – eine Einführung in Landschaft und Vegetation*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

- WILKINS, W.H. & HARRIS, C.M. (1946). The ecology of larger fungi. V. An investigation into the influence of rainfall and temperature on the seasonal production of fungi in a beechwood and a pinewood. *Journal of Applied Biology* **33**: 179-188.
- WINDELS, C.E., WINDELS, M.B. & KOMMEDAHL, T. (1976). Association of *Fusarium* species with picnic beetles on corn ears. *Phytopathology* **66**: 328-331.
- WINSTON, P.W. (1956). The acorn microseres, with special reference to arthropods. *Ecology* **37**: 120-132.
- WINTERHOFF, W. & KRIEGLSTEINER, G.J. (1984). Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Baden-Württemberg (2. Fassung. Stand: 31.1.1984). In: *Arten- und Biotopschutzprogramm Baden-Württemberg. Band 1.* (ed. Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg).
- WOOD, D.L. (1982). The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonization of bark beetles. *Annual Review of Entomology* **27**: 411-446.
- WOOD, T.G. & THOMAS, R.J. (1989). The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces*. In: *Insect-Fungus Interactions*. 14th symposium of the Royal Entomological Society of London in collaboration with the British Mycological society (eds. N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond & J.F. Webber) pp. 69-92. Academic Press, London.
- WOOD, W.F., WATSON, R.L. LARGENT, D.L. (1990). The odor of *Agaricus augustus*. *Mycologia* **82**: 276-278.
- WOOD, W.F., BRANDES, M.L., WATSON, J.L., JONES, R.L. & LARGENT, D.L. (1994). *trans*-2-Nonenal, the cucumber odor of mushrooms. *Mycologia* **86**: 561-563.
- WORTHEN, W.B. (1988). Slugs (*Arion* spp.) facilitate mycophagous drosophilids in laboratory and field experiments. *Oikos* **53**: 161-166.
- WORTHEN, W.B. & MCGUIRE, T.R. (1990). Predictability of ephemeral mushrooms and implications for mycophagous fly communities. *The American Midland Naturalist* **124**: 12-21.
- WORTHEN, W.B., BLOODWORTH, B.R. & HOBBS, M.B. (1995). Habitat variability in the effects of predation and microclimate on mycophagous fly communities. *Ecography* **18**: 248-258.
- ZANDE, J.M. (1999) An ascomycete commensal on the gills of *Bathynnerita naticoidea*, the dominant gastropod at Gulf of Mexico hydrocarbon seeps. *Invertebrate Biology* **118**: 57-62.
- ZHANG, Z. Q. & MCEVOY, P.B. (1995). Response of ragwort flea beetle *Longitarsus jacobaeae* (Coleoptera: Chrysomelidae) to signals from host plants. *Bulletin of Entomological Research* **85**: 437-444.
- ZWÖLFER, H. (1999). Insekten und Pflanzen. In: *Lehrbuch der Entomologie*. (eds. K. Dettner & W. Peters). pp. 507-529. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

7 Anhang

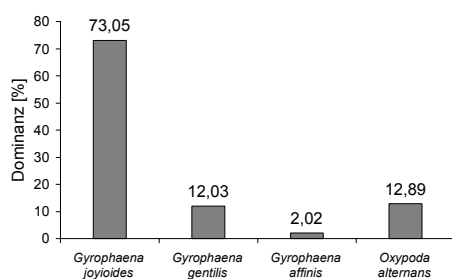


Abbildung A1: Dominanzspektrum der vier ausgewählten Kurzflügelkäferarten an *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern. N=128.

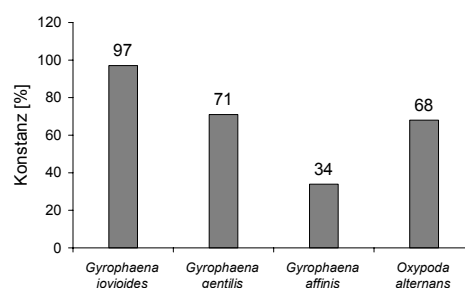


Abbildung A2: Konstanzspektrum der vier ausgewählten Kurzflügelkäferarten an *Megacollybia platyphylla*-Fruchtkörpern. N=128.

Tabelle A1: Betrachtung des Effekts „Gebiet“ für die einzelnen Käferarten. Die Effektfreiheitsgrade betragen jeweils 2. Die Freiheitsgrade des Fehlers liegen bei 125. Zusätzlich sind die Ergebnisse des Scheffé-Tests im Vergleich des Käfervorkommens in den Untersuchungsgebieten dargestellt. L: Lahnberge, N: Niddahänge, S: Schönbuche.

Gebietseffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)	Scheffé-Test
	Effekt	Fehler			
<i>G. joyioides</i>	24945,46	10679,90	2,32	,1029	kein Effekt
<i>G. gentilis</i>	2141,66	162,00	13,22	,0001	N > L , N > S
<i>G. affinis</i>	20,99	7,62	2,75	,0676	kein Effekt
<i>O. alternans</i>	757,32	202,76	3,74	,0266	kein Effekt

Tabelle A2: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Vorkommens der einzelnen Käferarten an besiedelten Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* in den unterschiedlichen Zeitkategorien. n: Anzahl der Pilzfruchtkörper in der jeweiligen Zeit.

Zeitkategorie	n	Mittelw. G. <i>joyioides</i>	Mittelw. G. <i>gentilis</i>	Mittelw. G. <i>affinis</i>	Mittelw. O. <i>alternans</i>	Std. G. <i>joyioides</i>	Std. G. <i>gentilis</i>	Std. G. <i>affinis</i>	Std. O. <i>alternans</i>
früh	99	44,10	5,01	1,16	7,67	117,65	13,77	3,14	16,20
spät	29	2,52	8,10	0,28	0,83	5,57	14,30	0,65	1,77

Tabelle A3: Betrachtung des Effekts der Zeitkategorie „früh“ und „spät“ für die einzelnen Käferarten. Die Effektfreiheitsgrade betragen jeweils 1. Die Freiheitsgrade des Fehlers liegen bei 126.

Zeiteffekt	Mittlere Quadratsumme		F-Wert	Signifikanz p(F)
	Effekt	Fehler		
<i>G. joyioides</i>	38766,80	10772,71	3,60	,0601
<i>G. gentilis</i>	214,63	193,00	1,11	
<i>G. affinis</i>	17,60	7,76	2,27	,1345
<i>O. alternans</i>	1049,10	204,84	5,12	,0253

Tabelle A4: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) der Regenwerte (vier Kategoriestufen von 0 bis 3) für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper. Gezeigt sind die Werte für alle vier Staphylinidenarten zusammen und getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. Regen	Std. Regen
alle vier Käferarten	unbesiedelt	84	0,75	1,19
	besiedelt	128	0,27	0,74
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	115	0,63	1,10
	besiedelt	97	0,26	0,75
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	141	0,61	1,10
	besiedelt	71	0,15	0,53
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	178	0,49	1,00
	besiedelt	34	0,26	0,75
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	144	0,62	1,10
	besiedelt	68	0,12	0,47

Tabelle A5: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) der Hutfläche [cm²] für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte für alle vier Staphylinidenarten zusammen und getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. Hutfläche	Std. Hutfläche
alle vier Käferarten	unbesiedelt	80	205,60	145,68
	besiedelt	117	266,23	209,97
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	108	200,98	135,53
	besiedelt	89	290,91	228,76
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	131	231,08	155,15
	besiedelt	66	362,50	241,55
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	167	220,88	166,47
	besiedelt	30	356,98	255,56
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	134	208,90	148,87
	besiedelt	63	311,18	239,94

Tabelle A6: Ergebnisse der Spearman-Rang-Korrelationsanalyse. Analysiert wird die Korrelation zwischen der Hutfläche [cm²] und der Käferzahl an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*. n: Anzahl der Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, r_s: Spearman-Korrelationskoeffizient, p: Signifikanzniveau.

Käferart	n	Mittelw.	Std.	r _s	p
Hutfläche [cm ²]	89	290,91	228,76	0,22418	,0347
<i>G. joyioides</i>		45,74	122,43		
Hutfläche [cm ²]	66	262,50	241,55	-0,03537	
<i>G. gentilis</i>		10,79	17,90		
Hutfläche [cm ²]	30	356,98	255,56	0,05317	
<i>G. affinis</i>		3,83	4,71		
Hutfläche [cm ²]	63	311,18	239,94	0,31295	,0125
<i>O. alternans</i>		11,25	18,58		

Tabelle A7: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Fruchtkörpergewichtes (FK-Gewicht) [g] für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte für alle vier Staphylinidenarten zusammen und getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Gewicht	Std. FK-Gewicht
alle vier Käferarten	unbesiedelt	55	35,85	46,78
	besiedelt	113	34,99	34,66
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	86	33,19	39,49
	besiedelt	82	37,45	38,40
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	102	35,77	37,94
	besiedelt	66	34,49	40,63
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	140	33,11	39,30
	besiedelt	28	46,04	35,55
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	102	29,40	37,00
	besiedelt	66	44,33	40,30

Tabelle A8: Ergebnisse der Spearman-Rang-Korrelationsanalyse. Analysiert wird die Korrelation zwischen dem Fruchtkörpergewicht (FK-Gewicht) [g] und der Käferanzahl an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*. n: Anzahl der Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, r_s : Spearman-Korrelationskoeffizient, p: Signifikanzniveau.

	n	Mittelw.	Std.	r_s	p
FK-Gewicht [g]	82	37,45	38,40	0,24560	,0261
<i>G. joyioides</i>		28,78	99,37		
FK-Gewicht [g]	66	34,49	40,63	-0,12837	
<i>G. gentilis</i>		10,92	17,89		
FK-Gewicht [g]	28	46,04	35,55	-0,03436	
<i>G. affinis</i>		2,93	3,31		
FK-Gewicht [g]	66	44,33	40,30	0,33372	,0062
<i>O. alternans</i>		11,55	18,60		

Tabelle A9: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Schneckenfraßes (SFr) (sieben Kategoriestufen von 0 bis 6) für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte für alle vier Staphylinidenarten zusammen und getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. SFr	Std. SFr
alle vier Käferarten	unbesiedelt	78	1,41	1,31
	besiedelt	120	2,08	1,50
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	108	1,53	1,37
	besiedelt	90	2,16	1,51
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	129	1,60	1,41
	besiedelt	69	2,20	1,50
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	167	1,68	1,44
	besiedelt	31	2,55	1,41
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	131	1,75	1,41
	besiedelt	67	1,94	1,57

Tabelle A10: Ergebnisse der Spearman-Rang-Korrelationsanalyse. Analysiert wird die Korrelation zwischen der Schneckenfraß (sieben Kategoriestufen) und der Käferanzahl an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*. n: Anzahl der Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, r_s : Spearman-Korrelationskoeffizient, p: Signifikanzniveau.

	n	Mittelw.	Std.	r_s	p
Schneckenfraß	90	2,155	1,51	0,16654	,1167
<i>G. joyioides</i>		41,12	112,67		
Schneckenfraß	69	2,20	1,50	0,23420	,0528
<i>G. gentilis</i>		10,01	17,26		
Schneckenfraß	31	2,55	1,41	-0,06226	
<i>G. affinis</i>		3,58	4,52		
Schneckenfraß	67	1,94	1,57	0,18129	,1421
<i>O. alternans</i>		11,61	18,50		

Tabelle A11: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Dipterenlarvenfraßes (DiLFr) (sieben Kategoriestufen von 0 bis 6) für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte für alle vier Staphylinidenarten zusammen und getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. DiLFr	Std. DiLFr
alle vier Käferarten	unbesiedelt	56	0,88	1,15
	besiedelt	115	1,76	1,44
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	86	1,10	1,21
	besiedelt	85	1,84	1,51
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	103	1,20	1,36
	besiedelt	68	1,87	1,40
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	142	1,38	1,37
	besiedelt	29	1,90	1,57
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	106	1,54	1,46
	besiedelt	65	1,35	1,33

Tabelle A12: Ergebnisse der Spearman-Rang-Korrelationsanalyse. Analysiert wird die Korrelation zwischen dem Dipterenlarvenfraß (sieben Kategoriestufen) und der Käferanzahl an Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla*. n: Anzahl der Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, r_s : Spearman-Korrelationskoeffizient, p: Signifikanzniveau (alle Werte von p lagen über 0,2).

	n	Mittelw.	Std.	r_s	p
Dipterenlarvenfraß	85	1,84	1,51	0,02187	
<i>G. joyioides</i>		35,12	109,56		
Dipterenlarvenfraß	68	1,87	1,40	0,13592	
<i>G. gentilis</i>		10,07	17,39		
Dipterenlarvenfraß	29	1,90	1,57	-0,09362	
<i>G. affinis</i>		2,93	3,25		
Dipterenlarvenfraß	65	1,35	1,33	-0,04110	
<i>O. alternans</i>		11,65	18,73		

Tabelle A13: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) (drei Kategorialeinstufen von 1 bis 3; dabei gilt: (1): Aufschirmphase; (2): Optimalphase; (3): Verfallsphase) für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte zunächst für alle vier Käferarten zusammen, danach getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
alle vier Käferarten	unbesiedelt	84	1,76	0,53
	besiedelt	128	2,01	0,37
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	115	1,80	0,50
	besiedelt	97	2,04	0,35
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	141	1,87	0,49
	besiedelt	71	1,99	0,36
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	178	1,89	0,47
	besiedelt	34	2,00	0,35
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	144	1,88	0,51
	besiedelt	68	1,99	0,27

Tabelle A14: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Aufschirmphase (1) und Optimalphase (2) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte zunächst für alle vier Käferarten zusammen, danach getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
alle vier Käferarten	unbesiedelt	80	1,70	0,46
	besiedelt	119	1,93	0,25
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	110	1,75	0,44
	besiedelt	89	1,96	0,21
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	132	1,80	0,40
	besiedelt	67	1,93	0,26
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	167	1,82	0,39
	besiedelt	32	1,94	0,25
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	133	1,78	0,41
	besiedelt	66	1,95	0,21

Tabelle A15: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Aufschirmphase (1) und Verfallsphase (3) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte zunächst für alle vier Käferarten zusammen, danach getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
alle vier Käferarten	unbesiedelt	28	1,14	0,36
	besiedelt	17	1,53	0,51
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	33	1,15	0,36
	besiedelt	12	1,67	0,49
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	36	1,25	0,44
	besiedelt	9	1,44	0,53
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	41	1,27	0,45
	besiedelt	4	1,50	0,58
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	40	1,28	0,45
	besiedelt	5	1,40	0,55

Tabelle A16: Dargestellt sind die Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Pilzfruchtkörperalters (FK-Alter) im Vergleich der Fruchtkörperalterskategorie Optimalphase (2) und Verfallsphase (3) bezüglich besiedelter und unbesiedelter Pilzfruchtkörper von *Megacollybia platyphylla*. Gezeigt sind die Werte zunächst für alle vier Käferarten zusammen, danach getrennt für die jeweilige Käferart.

	Besiedlung	n	Mittelw. FK-Alter	Std. FK-Alter
alle vier Käferarten	unbesiedelt	60	1,07	0,25
	besiedelt	120	1,08	0,26
<i>G. joyioides</i>	unbesiedelt	87	1,06	0,23
	besiedelt	93	1,09	0,28
<i>G. gentilis</i>	unbesiedelt	114	1,08	0,27
	besiedelt	66	1,06	0,24
<i>G. affinis</i>	unbesiedelt	148	1,07	0,26
	besiedelt	32	1,06	0,24
<i>O. alternans</i>	unbesiedelt	115	1,10	0,29
	besiedelt	65	1,03	0,17

Tabelle A17: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. joyioides* und *G. gentilis*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. joyioides</i>	<i>G. gentilis</i>		
Frequenz erwartete Frequenz Abweichung Prozent Reihen Prozent Spalten Prozent	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
	97	18	115
unbesiedelte FK	76,49 20,51 45,75 84,35 68,79	38,51 -20,51 8,49 15,65 25,35	54,25
besiedelte FK	44 64,51 -20,51 20,75 45,36 31,21	53 32,49 20,51 25,00 54,64 74,65	97 45,75
Gesamt	141 66,51	71 33,49	212 100,00

Tabelle A18: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. joyioides* und *G. affinis*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. joyioides</i>	<i>G. affinis</i>		
Frequenz erwartete Frequenz Abweichung Prozent Reihen Prozent Spalten Prozent	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
	110	5	115
unbesiedelte FK	96,56 13,44 51,89 95,65 61,80	18,44 -13,44 2,36 4,35 14,71	54,25
besiedelte FK	68 81,44 -13,44 32,08 70,10 38,20	29 15,58 13,44 13,68 29,90 85,29	97 54,47
Gesamt	178 83,96	34 16,04	212 100,00

Tabelle A19: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. joyioides* und *O. alternans*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. joyioides</i>	<i>O. alternans</i>		
Frequenz erwartete Frequenz Abweichung Prozent Reihen Prozent Spalten Prozent	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
	95	20	115
	78,11	36,89	
	16,89	-16,89	
unbesiedelte FK	44,81	9,43	54,25
	82,61	17,39	
	65,97	29,41	
	49	48	97
	65,89	31,11	
	-16,89	16,89	
besiedelte FK	23,11	22,64	54,47
	50,52	49,48	
	34,03	70,59	
Gesamt	144	68	212
	76,92	32,08	100,00

Tabelle A20: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. gentilis* und *G. affinis*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. gentilis</i>	<i>G. affinis</i>		
Frequenz erwartete Frequenz Abweichung Prozent Reihen Prozent Spalten Prozent	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
	130	11	141
	118,39	22,61	
	11,61	-11,61	
unbesiedelte FK	61,32	5,19	66,51
	92,20	7,80	
	73,03	32,35	
	48	23	71
	59,61	11,39	
	-11,61	11,61	
besiedelte FK	22,64	10,85	33,49
	67,61	32,39	
	26,97	67,65	
Gesamt	178	34	212
	83,96	16,04	100,00

Tabelle A21: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. gentilis* und *O. alternans*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. gentilis</i>	<i>O. alternans</i>		
	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
Frequenz			
erwartete Frequenz			
Abweichung			
Prozent			
Reihen Prozent			
Spalten Prozent			
	109	32	141
	95,77	45,23	
	13,23	-13,23	
unbesiedelte FK	51,42	15,09	66,51
	77,30	22,70	
	75,69	47,06	
	35	36	71
	48,23	23,77	
	-13,23	13,23	
besiedelte FK	16,51	16,98	33,49
	49,30	50,70	
	24,31	52,94	
Gesamt	144	68	212
	67,92	32,08	100,00

Tabelle A22: Kreuztabelle zur Untersuchung der Besiedlungskonkurrenz zwischen *G. affinis* und *O. alternans*. FK: Fruchtkörper. N=212.

<i>G. affinis</i>	<i>O. alternans</i>		
	unbesiedelte FK	besiedelte FK	Gesamt
Frequenz			
erwartete Frequenz			
Abweichung			
Prozent			
Reihen Prozent			
Spalten Prozent			
	129	49	178
	120,91	57,09	
	8,09	-8,09	
unbesiedelte FK	60,85	23,11	83,96
	72,47	27,53	
	89,58	72,06	
	15	19	34
	23,09	10,91	
	-8,09	8,09	
besiedelte FK	7,08	8,96	16,04
	44,12	55,88	
	10,42	27,94	
Gesamt	144	68	212
	67,92	32,08	100,00

Tabelle A23: Ergebnisse der χ^2 -Tests zur Untersuchung des Unterschiedes zwischen der erwarteten und der beobachteten Frequenz der mit den entsprechenden Käferpaaren besiedelten Pilzfruchtkörper. Der Freiheitsgrad hat den Wert 1. N=212.

Besiedlungspaare	χ^2 -Wert	Signifikanzniveau
<i>G. joyioides</i> – <i>G. gentilis</i>	35,906	0,001
<i>G. joyioides</i> – <i>G. affinis</i>	35,906	0,001
<i>G. joyioides</i> – <i>O. alternans</i>	25,507	0,001
<i>G. gentilis</i> – <i>G. affinis</i>	24,875	0,001
<i>G. gentilis</i> – <i>O. alternans</i>	21,210	0,001
<i>G. affinis</i> – <i>O. alternans</i>	17,004	0,001

Tabelle A24: Mittelwerte und Standardabweichungen der mittleren Individuenzahlen von *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*. Einteilung der Konkurrenzarten nach drei annähernd gleichhäufig vorkommenden Kategorien der Individuenzahlen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* anhand der Referenzart *G. joyioides*. Für die Referenzart gelten die Individuenkategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-18 Käfer, C: mehr als 18 Käfer am Basidiom. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, n: Anzahl der Fruchtkörper, die von *G. joyioides* mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt war.

		Referenzart	Konkurrenzarten			Referenzart	Konkurrenzarten		
Kategorie	n	Mittelw. <i>G. joyioides</i>	Mittelw. <i>G. gentilis</i>	Mittelw. <i>G. affinis</i>	Mittelw. <i>O. alternans</i>	Std. <i>G. joyioides</i>	Std. <i>G. gentilis</i>	Std. <i>G. affinis</i>	Std. <i>O. alternans</i>
A (1-2 Käfer)	30	1,30	2,60	0,17	2,50	0,47	7,24	0,65	5,05
B (3-18 Käfer)	32	7,22	8,41	1,22	12,19	4,82	17,96	2,74	23,91
C (>18 Käfer)	35	119,09	9,54	2,09	6,03	175,84	18,19	4,40	13,20

Tabelle A25: Mittelwerte und Standardabweichungen der mittleren Individuenzahlen von *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*. Einteilung der Konkurrenzarten nach drei annähernd gleichhäufig vorkommenden Kategorien der Individuenzahlen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* anhand der Referenzart *G. gentilis*. Für die Referenzart gelten die Individuenkategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-5 Käfer, C: mehr als 5 Käfer am Basidiom. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, n: Anzahl der Fruchtkörper, die von *G. gentilis* mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt war.

		Referenzart	Konkurrenzarten			Referenzart	Konkurrenzarten		
Kategorie	n	Mittelw. <i>G. gentilis</i>	Mittelw. <i>G. joyioides</i>	Mittelw. <i>G. affinis</i>	Mittelw. <i>O. alternans</i>	Std. <i>G. gentilis</i>	Std. <i>G. joyioides</i>	Std. <i>G. affinis</i>	Std. <i>O. alternans</i>
A (1-2 Käfer)	29	1,31	51,76	0,83	4,62	0,47	177,94	2,25	8,49
B (3-5 Käfer)	20	3,55	44,05	2,65	5,60	0,76	97,48	5,41	9,87
C (>5 Käfer)	22	28,27	24,18	0,91	5,91	22,68	30,11	2,04	14,19

Tabelle A26: Mittelwerte und Standardabweichungen der mittleren Individuenzahlen von *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*. Einteilung der Konkurrenzarten nach drei annähernd gleichhäufig vorkommenden Kategorien der Individuenzahlen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* anhand der Referenzart *G. affinis*. Für die Referenzart gelten die Individuenkategorien A: 1 Käfer, B: 2-3 Käfer, C: mehr als 3 Käfer am Basidiom. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, n: Anzahl der Fruchtkörper, die von *G. affinis* mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt war.

		Referenzart	Konkurrenzarten				Referenzart	Konkurrenzarten		
Kategorie	n	Mittelw. <i>G. affinis</i>	Mittelw. <i>G. joyioides</i>	Mittelw. <i>G. gentilis</i>	Mittelw. <i>O. alternans</i>	Std. <i>G. affinis</i>	Std. <i>G. joyioides</i>	Std. <i>G. gentilis</i>	Std. <i>O. alternans</i>	
A (1 Käfer)	16	1,00	36,75	5,50	17,63	0,00	71,88	15,33	31,08	
B (2-3 Käfer)	9	2,44	65,22	20,89	6,11	0,53	158,10	29,42	9,02	
C (>3 Käfer)	9	9,44	200,67	9,22	7,22	5,46	300,67	20,61	11,70	

Tabelle A27: Mittelwerte und Standardabweichungen der mittleren Individuenzahlen von *G. joyioides*, *G. gentilis*, *G. affinis* und *O. alternans*. Einteilung der Konkurrenzarten nach drei annähernd gleichhäufig vorkommenden Kategorien der Individuenzahlen an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* anhand der Referenzart *O. alternans*. Für die Referenzart gelten die Individuenkategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-10 Käfer, C: mehr als 10 Käfer am Basidiom. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, n: Anzahl der Fruchtkörper, die von *O. alternans* mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt war.

		Referenzart	Konkurrenzarten			Referenzart	Konkurrenzarten		
Kategorie	n	Mittelw. <i>O. alternans</i>	Mittelw. <i>G. joyioides</i>	Mittelw. <i>G. gentilis</i>	Mittelw. <i>G. affinis</i>	Std. <i>O. alternans</i>	Std. <i>G. joyioides</i>	Std. <i>G. gentilis</i>	Std. <i>G. affinis</i>
A (1-2 Käfer)	26	1,46	19,23	2,35	1,23	0,51	70,54	5,04	4,23
B (3-10 Käfer)	21	5,95	8,71	1,48	0,81	2,11	19,98	2,11	3,04
C (>10 Käfer)	21	29,52	31,67	4,71	1,19	24,95	63,23	10,26	1,72

Tabelle A28: Ergebnisse des t-Tests, der das Geschlechterverhältnis zwischen männlichen und weiblichen Käfern an den Basidiomen von *Megacollybia platyphylla* in den drei annähernd gleichmäßig unterteilten drei Individuenkategorien A, B und C ermittelt. Für *G. joyioides* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-18 Käfer, C: mehr als 18 Käfer, für *G. gentilis* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-5 Käfer, C: mehr als 5 Käfer, für *G. affinis* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1 Käfer, B: 2-3 Käfer, C: mehr als 3 Käfer; für *O. alternans* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1-2, B: 3-10; C: mehr als 10 Käfer. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert; Std.: Standardabweichung; n: Anzahl der Pilzfruchtkörper, die von der entsprechenden Käferart mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt waren.

Art	Kategorie	n	Mittelw. ♀♀	Std. ♀♀	t-Wert	Signifikanzniveau
<i>G. joyioides</i>	A (1-2 Käfer)	30	-0,050	0,461	-0,593	
	B (3-18 Käfer)	32	-0,054	0,247	-1,228	
	C (>18 Käfer)	35	-0,018	0,088	-1,185	
<i>G. gentilis</i>	A (1-2 Käfer)	29	0,155	0,445	1,877	,07103
	B (3-5 Käfer)	20	0,008	0,380	0,0884	
	C (>5 Käfer)	22	0,056	0,178	1,485	,15248
<i>G. affinis</i>	A (1 Käfer)	16	0,000	0,516	0,000	
	B (2-3 Käfer)	9	-0,130	0,423	-0,919	
	C (>3 Käfer)	9	0,008	0,122	0,197	
<i>O. alternans</i>	A (1-2 Käfer)	26	0,115	0,431	1,364	,18484
	B (3-10 Käfer)	21	0,010	0,178	0,255	
	C (>10 Käfer)	21	-0,035	0,090	-1,788	,08886

Tabelle A29: Mittelwerte (Mittelw.) und Standardabweichungen (Std.) des Fruchtkörpergewichtes (FK-Gewicht) [g], Fruchtkörperhutfläche (FK-Hutfläche) [cm²], Regenereignis (Regen), Schneckenfraß und Dipterenlarvenfraß für besiedelte und unbesiedelte Pilzfruchtkörper von *Marasmius alliaceus* für die Staphylinidenart *G. gentilis*. n: Anzahl der untersuchten Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung.

Art	Effekt	Besiedlung	n	Mittelw.	Std.
<i>G. gentilis</i>	FK-Gewicht [g]	unbesiedelt	62	1,91	1,57
		besiedelt	30	2,43	1,34
	FK-Hutfläche [cm ²]	unbesiedelt	76	36,90	39,06
		besiedelt	31	47,33	26,10
	Regen	unbesiedelt	80	0,99	1,32
		besiedelt	31	0,42	0,99
	Schneckenfraß	unbesiedelt	69	0,64	1,01
		besiedelt	27	1,19	1,00
	Dipterenlarvenfraß	unbesiedelt	62	0,16	0,49
		besiedelt	26	0,19	0,40

Tabelle A30: Ergebnisse der Spearman-Rang-Korrelationsanalyse. Analysiert wird die Korrelation zwischen den Faktoren Hutfläche [cm²], Gewicht [g], Schneckenfraß und Dipterenlarvenfraß mit der Käferanzahl (*G. gentilis*) an Fruchtkörpern von *Marasmius alliaceus*. n: Anzahl der Fruchtkörper, Mittelw.: Mittelwert, Std.: Standardabweichung, r_s: Spearman-Korrelationskoeffizient, p: Signifikanzniveau.

	n	Mittelw.	Std.	r _s	p
Hutfläche [cm ²]	31	11,71	6,51	0,27373	,1362
<i>G. gentilis</i>		7,94	11,56		
Gewicht [g]	30	2,43	1,34	0,21413	
<i>G. gentilis</i>		8,13	11,70		
Schneckenfraß	27	1,19	1,00	-0,11139	
<i>G. gentilis</i>		6,74	10,31		
Dipterenlarvenfraß	26	0,19	0,40	-0,04615	
<i>G. gentilis</i>		6,92	10,47		

Tabelle A31: Ergebnisse des t-Tests der das Geschlechterverhältnis zwischen männlichen und weiblichen *G. gentilis* an den Basidiomen von *Marasmius alliaceus* in den drei annähernd gleichmäßig unterteilten drei Individuenkategorien A,B und C ermittelt. Für *G. gentilis* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-18 Käfer, C: mehr als 18 Käfer, für *G. gentilis* gelten die Individuenzahlen in den Kategorien A: 1-2 Käfer, B: 3-7 Käfer, C: mehr als 7 Käfer. Aufgrund der nicht exakt zu trennenden Besiedlungshäufigkeiten in den einzelnen Kategorien sind die Zellen (n) teilweise unterschiedlich besetzt. Mittelw.: Mittelwert; Std: Standardabweichung; n: Anzahl der Pilzfruchtkörper, die von der *G. gentilis* mit den der Kategorie entsprechenden Individuenzahlen besiedelt waren.

Art	Kategorie	n	Mittelw. ♀♀	Std. ♀♀	t-Wert	Signifikanzniveau
<i>G. gentilis</i>	A (1-2 Käfer)	11	0,1818	0,405	1,49	,167
	B (3-7 Käfer)	10	0,1131	0,223	1,61	,143
	C (>7 Käfer)	10	-0,0117	0,124	-0,30	

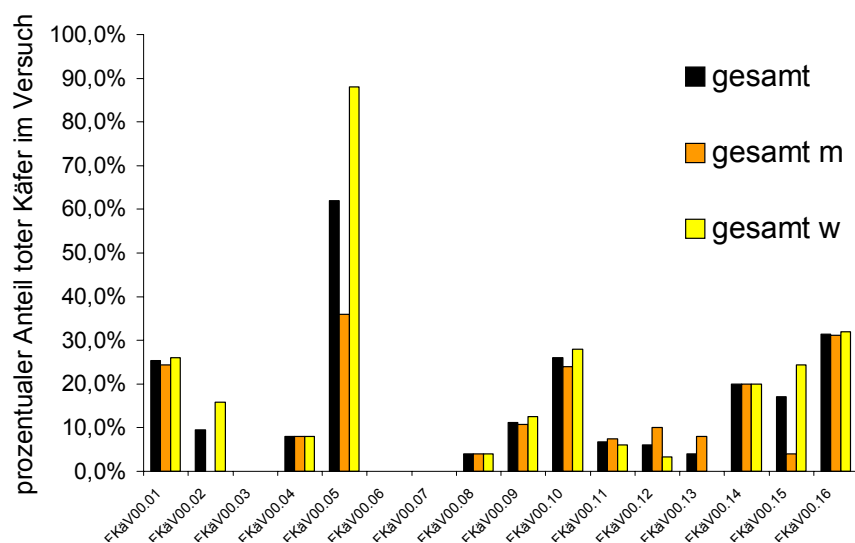


Abbildung A3: Prozentuale Anteil der Gyrophaenae, die zum Ende des jeweiligen Flugkäfigexperimentes in den Käfigen tot aufgefunden wurden. In die weitere Auswertung wurden die Flugkäfigexperimente einbezogen, deren Sterblichkeitsrate am Ende des Versuches bei männlichen und weiblichen Tieren unter 20% lag. m: männliche Käfer, w: weibliche Käfer, gesamt: prozentuale Anteil der toten Käfer am Ende der Versuche; FKäV: Flugkäfigversuch; ###.##: Nummer des Flugkäfigversuches.

Tabelle A32: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (beide Geschlechter) die Basidiome im Flugkäfig diskriminierten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.1.

Fragestellung Pilzfläche Umgebungsfläche ♂♂ + ♀♀	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante
<i>G. gentilis</i>	00.02	25	9	4,69	36,00	7,68	<0,001
	00.13	26	14	0,85	53,85	63,35	<0,001
Zusammenfassung (z)	2	25,5	11,5	2,77	44,93	16,22	2 / 2
<i>G. joyioides</i>	00.02	41	19	4,69	46,34	9,88	<0,001
	00.03	42	9	3,69	21,43	5,81	<0,001
	00.04	50	16	2,53	32,00	12,65	<0,05
	00.06	55	44	2,12	80,00	37,74	<0,001
	00.13	24	17	0,85	70,83	83,33	<0,001
Zusammenfassung (z)	5	42,5	21	3,33	59,11	17,75	5 / 5
<i>G. affinis</i>	00.02	7	3	4,69	42,86	9,14	<0,01

Tabelle A33: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (nur Männchen) die Basidiome im Flugkäfig diskriminierten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.1.

Fragestellung Pilzfläche versus Umgebungsfläche ♂♂	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.02	10	7	4,69	70,00	14,93	<0,001
	00.12	20	16	1,41	80,00	56,74	<0,001
	00.13	13	6	0,85	46,15	54,29	<0,001
	00.14	20	13	1,41	65,00	46,10	<0,001
Zusammenfassung (z)	4	15,75	32,25	2,09	65,29	31,24	4 / 4
<i>G. joyioides</i>	00.02	13	11	4,69	84,62	18,04	<0,001
	00.03	21	3	3,69	14,29	3,87	<0,05
	00.04	25	11	2,53	44,00	17,39	<0,001
	00.06	30	20	2,12	66,67	31,45	<0,001
	0,07	25	24	2,58	96,00	37,21	<0,001
	00.08	25	20	1,41	80,00	56,74	<0,001
	00.13	12	6	0,85	50,00	58,82	<0,001
Zusammenfassung (z)	7	21,57	13,57	2,55	62,23	24,40	7 / 7
<i>G. affinis</i>	00.02	2	2	4,69	100,00	21,32	<0,01

Tabelle A34: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (nur Weibchen) die Basidiome im Flugkäfig diskriminierten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.1.

Fragestellung Pilzfläche versus Umgebungsfläche ♀♀	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.02	5	2	4,69	40,00	8,53	<0,05
	00.13	13	8	0,85	61,54	72,40	<0,001
Zusammenfassung (z)	2	9	5	2,77	50,77	18,33	2 / 2
<i>G. joyioides</i>	00.02	28	8	4,69	28,57	6,09	<0,001
	00,03	21	6	3,69	28,57	7,74	<0,001
	00,04	25	5	2,53	20,00	7,91	<0,001
	00,06	25	24	2,12	96,00	45,28	<0,001
	00.13	12	11	0,85	91,67	107,85	<0,001
Zusammenfassung (z)	5	22,50	11,80	3,33	63,12	18,95	5 / 5
<i>G. affinis</i>	00.02	5	1	4,69	20,00	4,26	

Tabelle A35: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (beide Geschlechter) einen der dargebotenen Zielbasidiome bei der Besiedlung bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.2.

Fragestellung Fruchtkörperpräferenz ♂♂ + ♀♀	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.02	9	8	20,68	88,89	4,30	<0,01
	00.13 C3	14	11	44,32	78,57	1,77	0,0797
Zusammenfassung (z)	2	11,5	9,5	32,50	83,73	2,73	2 / 1
<i>G. joyioides</i>	00.02	19	15	20,68	78,95	3,82	<0,001
	00.03	9	8	23,36	88,89	3,75	<0,01
	00.04	16	6	23,36	37,50	1,68	
	00.06	44	25	62,90	56,82	0,90	
	00.13 G7	17	9	55,68	52,94	0,95	
Zusammenfassung (z)	5	21,0	12,6	37,17	62,82	1,69	5 / 2
<i>G. affinis</i>	00.02	3	3	20,68	100,00	4,84	0,0739

Tabelle A36: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (nur Männchen) einen der dargebotenen Zielbasidiome bei der Besiedlung bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.2.

Fragestellung Fruchtkörperpräferenz ♂♂	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.02	7	7	20,68	100,00	4,84	<0,001
	00.13 C3	8	6	44,32	75,00	1,69	
Zusammenfassung (z)	2	7,5	6,5	32,50	87,50	2,69	2 / 1
<i>G. joyioides</i>	00.02	11	11	20,68	100,00	4,84	<0,001
	00.03	3	2	23,36	66,67	2,85	
	00.04	5	0	29,85	0,00	0,00	
	00.06	20	13	62,90	65,00	1,03	
	00.13 G7	7	5	55,68	71,43	1,28	
Zusammenfassung (z)	5	9,2	6,2	38,49	60,62	1,57	5 / 1
<i>G. affinis</i>	00.02	2	2	20,68	100,00	4,84	

Tabelle A37: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer (nur Weibchen) einen der dargebotenen Zielbasidiome bei der Besiedlung bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.2.

Fragestellung Fruchtkörperpräferenz ♀♀	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.02	2	1	20,68	50,00	2,42	
	00.13 C3	10	5	44,32	50,00	1,13	
Zusammenfassung (z)	2	6	3	32,50	50,00	1,54	2 / 0
<i>G. joyioides</i>	00.02	8	4	20,68	50,00	2,42	
	00.03	6	6	23,36	100,00	4,28	<0,01
	00.04	11	6	29,85	54,55	1,83	
	00.06	24	12	62,90	50,00	0,79	
	00.13 G7	10	4	55,68	60,00	1,08	
Zusammenfassung (z)	5	11,8	6,8	36,22	62,91	1,74	5 / 1
<i>G. affinis</i>	00.02	1	1	20,68	100,00	4,84	

Tabelle A38: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die männlichen Käfer eine Besiedlung der mit Weibchen vorbesiedelte Basidiome bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.3.

Fragestellung Präferenz für mit Weibchen vorbesiedelte Fruchtkörper ♂♂	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i>	00.12	16	4	44,14	25,00	0,57	
<i>G. joyioides</i>	00.07	24	22	41,37	91,67	2,22	<0,001
	00,08	20	8	55,86	40,00	0,72	
Zusammenfassung	2	22	15	48,62	65,84	1,35	2 / 1

Tabelle A39: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer eine Besiedlung der Fruchtkörpern von Zielpilzen gegenüber Nichtzielpilzen bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.4.

Fragestellung <i>Zielpilz versus Nichtzielpilz</i>	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i> ♂♂ + ♀♀	00.13	18	14	42,05	77,78	1,85	<0,001
<i>G. joyioides</i> ♂♂ + ♀♀	00.13	21	17	42,05	80,95	1,93	<0,001
<i>G. gentilis</i> ♂♂	00.13	8	6	42,05	75,00	1,78	0,0637
<i>G. joyioides</i> ♂♂	00.13	11	7	42,05	63,64	1,51	0,1267
<i>G. gentilis</i> ♀♀	00.13	10	8	42,05	80,00	1,90	<0,05
<i>G. joyioides</i> ♀♀	00.13	10	10	42,05	100,00	2,38	<0,001

Tabelle A40: Auswertungstabelle der Flugkäfigversuche unter der Fragestellung, ob die Käfer eine Besiedlung der Fruchtkörpern von *Megacollybia platyphylla* gegenüber *Marasmius alliaceus* bevorzugten. Für weiteren Erläuterung zur Methodik der Versuche siehe Kapitel Material und Methoden unter Punkt 2.7. Für nähere Ausführungen zu den Ergebnissen siehe Kapitel Ergebnisse unter den Punkten 3.4.2 und 3.4.2.5.

Fragestellung <i>Megacollybia platyphylla</i> versus <i>Marasmius alliaceus</i>	Versuch zur Fragestellung / (z)=Anzahl Versuche	Anzahl Käfer / (z)=Mittel- wert	Anzahl kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Fläche / (z)=Mittel- wert	%-Anteil kritischer Käfer / (z)=Mittel- wert	%-Anteil krit. Käfer: %-Anteil krit.Fläche / (z)=Mittelwert	Irrtums- wahrscheinlichkeit * / (z)=Anzahl Versuche / signifikante Versuche
<i>G. gentilis</i> ♂♂ + ♀♀	00.09	9	7	55,83	77,78	1,39	0,1615
<i>G. joyioides</i> ♂♂ + ♀♀	00.11	39	26	39,92	66,67	1,67	<0,001
<i>G. gentilis</i> ♂♂	00.09	4	3	55,83	75,00	1,34	
<i>G. joyioides</i> ♂♂	00.11	21	13	39,92	61,90	1,55	<0,05
<i>G. gentilis</i> ♀♀	00.09	5	4	55,83	80,00	1,43	
<i>G. joyioides</i> ♀♀	00.11	18	13	39,92	72,22	1,81	<0,01

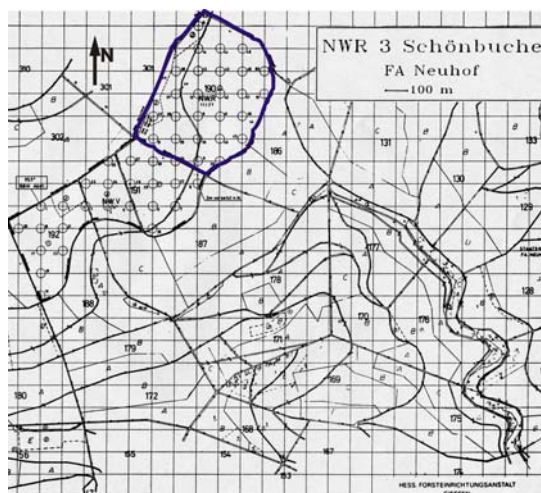


Abbildung A4: Lage des Naturwaldreservates (NWR) Schönbuche (umrahmt) in einem Kartenausschnitt. Kantenlänge der Quadranten 100m x 100m. Kreisdurchmesser 20m. (Forstkarte, Hess. Forsteinrichtungsanstalt Gießen).

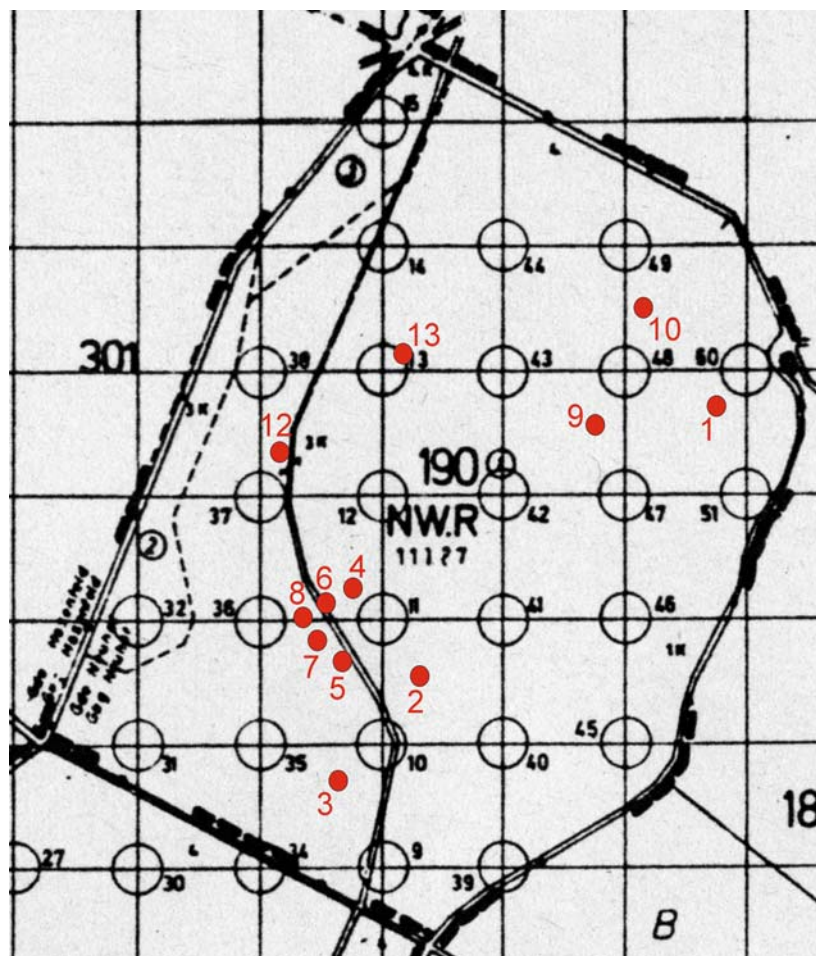


Abbildung A5: Ausschnittsvergrößerung von Abbildung A4. Kartenübersicht des Naturwaldreservates Schönbuche mit Quadranten (100m x 100m) und Probekreisen (Durchmesser 20m). Eingezeichnet ist die Lage und Nummerierung der 12 Dauerbeobachtungsflächen der Fruktifikationsorte von *Megacollybia platyphylla* (rote Punkte, Durchmesser 10m). (Forstkarte, Hess. Forsteinrichtungsanstalt Gießen).

Danksagung

Bedanken möchte ich mich zunächst bei Allen, die zum Gelingen und der Fertigstellung dieser Dissertation beigetragen haben.

Herrn Prof. Gerhard Kost möchte ich danken für seine freundliche Betreuung sowie für die Bereitstellung des Laborplatzes. Ganz besonders möchte ich Ihm jedoch für seine Wissensvermittlung und für die Vermittlung einer anhaltenden Begeisterung für die Mykologie herzlichen Dank sagen.

Herrn Dr. Karl-Heinz Rexer, der ein stets interessierter Ansprechpartner war und der mir viel von seinem Enthusiasmus für die Mikro- und Makropilze übertragen hat, sei ebenfalls ganz herzlich gedankt.

Herrn Prof. Martin Heil, Institut für Experimentelle Psychologie, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, möchte ich für die freundschaftliche Unterstützung bei den statistischen Datenanalysen vielmals danken.

Herrn Dipl.-Physiker Erwin Hennighausen, Fachbereich Psychologie, Abteilung Kognitive Psychophysiologie, Philipps-Universität Marburg, sei für seinen Elan bei den Berechnungen der Monte-Carlo-Studien gedankt.

Herrn HD. Lothar Beck sei ganz besonders herzlich gedankt für seine sofortige Bereitwilligkeit, die Tätigkeit des zweiten Gutachters für diese Dissertation zu übernehmen.

Frau Prof. Birgit Ziegenhagen und Herrn Prof. Paul Galland möchte ich danken für ihre sofortige Zusage zur Teilnahme an meiner Prüfungskommission.

Herrn Dr. Matthias Kleinke von der Deutschen Bundesstiftung Umwelt (DBU), Osnabrück sei vielmals gedankt für seine freundliche Betreuung während meiner Stipendiatenzeit bei der DBU.

Herrn FD. Hocke von der Hessischen Landesanstalt für Forsteinrichtung, Waldforschung und Waldökologie, Gießen sei stellvertretend für die angenehme Zusammenarbeit mit den beteiligten Forstverwaltungen und für die Betretungs- und Sammlungsgenehmigungen in den Naturwaldreservaten vielmals gedankt.

Herrn Prof. Diethart Matthies sei für die Überlassung der Klimakammer gedankt.

Frau Dipl.-Biol. Annette Hassel sei für ihre, selbst noch bei größtem Regen aufmunternden Exkursionsbegleitungen und für ein freundschaftliches Arbeitsgruppenleben ganz herzlich gedankt.

Dank auch an Herrn Dr. Andreas Titze, der den Grundstein für mein mykologisches Interesse legte.

Meinen Eltern möchte ich hier auch herzlichen Dank sagen, die mir das Biologie-Studium ermöglichten und mich in allem stets liebevoll unterstützten.

Zu guter Letzt sei Bettina liebevoll gedankt. Keine Worte können den Dank ausdrücken, den ich empfinde, an Ihrer Seite zu leben.

Ich versichere, daß ich meine Dissertation

Biologie der Interaktion zwischen Koleopteren und agaricoiden Basidiomyzeten

selbständig, ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt und mich keiner anderen als den von mir ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfsmittel bedient habe.

Die Dissertation wurde in der jetzigen oder einer ähnlichen Form noch bei keiner anderen Hochschule eingereicht und hat noch keinen sonstigen Prüfungszwecken gedient.

Tübingen, im November 2003

Lorenz Henneberg

Lebenslauf

Name: Lorenz Philipp Henneberg
Geboren 01.08.1967 in Aschaffenburg
Staatsangehörigkeit deutsch

Schulbildung

Juni 1986 Abitur am Alexander-von-Humboldt-Gymnasium,
Schweinfurt

Hochschulausbildung

Oktober 1989-Juli 1996	Studium der Biologie an der Philipps-Universität Marburg
Juni 1995-Juni 1996	Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg, Arbeitsgruppe Spezielle Botanik und Mykologie
Juni 1996	Diplom-Hauptprüfung
Juli 1996	Diplom im Studiengang Biologie der Philipps-Universität Marburg
August 1996-Juli 1997	wissenschaftliche Hilfskraft in der Arbeitsgruppe Spezielle Botanik und Mykologie, Philipps-Universität Marburg
November 1997	Beginn der Promotionsarbeit <i>Biologie der Interaktion zwischen Koleopteren und agaricoiden Basidiomyzeten</i> .
November 1997-Oktober 2000	Promotionsstipendium der Deutschen Bundesstiftung Umwelt, Osnabrück
Dezember 2000-November 2001	wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Arbeitsgruppe Spezielle Botanik und Mykologie; Philipps-Universität Marburg

